

**Partnerwahl, Sexualdimorphismus &
Populationsunterschiede in *Chorthippus biguttulus*
(Orthoptera, Acrididae)**

DISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades

Dr. Rer. Nat.
im Fach Biologie

eingereicht an der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I
Humboldt-Universität zu Berlin

von
Dipl. Biologin Nicole Stange

Präsident der Humboldt-Universität zu Berlin:
Dr. Jan-Hendrik Olbertz

Dekan der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I:
Prof. Dr. Andreas Herrmann

Gutachter:

1. Prof. Dr. Bernhard Ronacher
2. PD Dr. Frieder Mayer
3. Dr. Ralf Heinrich

eingereicht am: 04.08.2011

Tag der mündlichen Prüfung: 02.12.2011

Abstract

The Gomphocerine grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae) is a model organism for acoustic communication. There are many ethological and neurobiological results on this topic present.

The males stridulate by rubbing the stridulatory files on the hind legs against their forewing veins. This movement results in a "song" which is species-specific and contains information about the gender and perhaps about the quality of the sender. Receptive females answer by singing, if the male song is attractive.

I worked on the question, which information about the male is in the song, which song parameters contain the information and which of these information is received by the females. I tested correlations between the song parameters and temperature, age, morphology and immunocompetence. I also tested the animals for an infection with *Wolbachia sp.*. The females' preferences on natural male songs were tested with playback-experiments. In addition I investigated the sexual size dimorphism and behavioral differences and the differences in these parameters of animals of different sites in Germany and of laboratory and field animals.

It could be shown that male songs were on a small scale age-dependent (offset, onset variance, number of syllables, duration of verse). Temporal parameters (duration syllable, pause, and period) depended very much from the temperature and decrease with higher temperatures. Males, which needed longer for the final moult, produced longer syllables, higher onset variances and smaller gaps in the syllable. The longer and heavier the femora of the male was, the higher was the onset. The width of the femur was positively correlated with the duration of the pause and the verse. The gaps in the syllable amplitude were dependent on the phase shifting of the hind legs and they were also correlated with the width of the thorax. The immunocompetence rate was positively correlated with the onset and the length of the femur (and the duration of the pause in laboratory animals).

Females preferred male songs, which contained deep offsets, long periods (syllables), small gaps and long verse durations. The species showed a high degree on sexual dimorphism in morphology and the song parameters. Females had wider heads and thoraces and longer femora. They produced less deep offsets, deeper gaps, shorter onset-rises and shorter verses. The males of different populations differed significantly in almost every morphology parameter and a lot of song parameters (period, pause duration, verse duration, onset, offset, offset variance), while the syllable-to-pause-ratio (species-specific) was constant. The females of the different sites were similar in morphology and song parameters.

Keywords: *Chorthippus biguttulus*, mate choice, selection, insects, sexual dimorphism, population

Zusammenfassung

Die Gomphocerine Heuschreckenart *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae) ist ein Modellorganismus für akustische Kommunikation. Es liegen bereits einige frühere ethologische und neurobiologische Untersuchungen zu dieser Art vor. Die Männchen stridulieren, indem sie eine auf dem Femur des Hinterbeins befindliche Schrilleiste gegen eine verdickte Flügelvene reiben. Diese Bewegung erzeugt einen Gesang, der den Weibchen Informationen über Artzugehörigkeit, Geschlecht und u.U. die Qualität des Senders bietet. Rezeptive Weibchen antworten ebenfalls singend, wenn der Männchengesang als arteigen und attraktiv bewertet wird.

Ich stellte mir die Frage, welche Informationen über das Männchen dessen Gesang enthält, wie diese sich in Gesangsparametern manifestieren und welche Informationen von den Weibchen rezipiert werden. Hierzu wurde versucht, Abhängigkeiten zwischen Gesang und Temperatur, Alter, Morphologie und Immunkompetenz zu finden. In diesem Zusammenhang wurde ebenfalls auf eine Infektion mit *Wolbachia sp.* getestet. Mit Playback-Versuchen wurde die Präferenz der Weibchen auf natürliche Gesänge getestet, von denen die Merkmale der Männchen bekannt waren. Zusätzlich wurde der Sexualdimorphismus in Verhalten und Morphologie untersucht und verschiedene Tests zu Populationsunterschieden und Unterschieden zwischen einer Freiland- und einer F1-Population durchgeführt.

Es konnte gezeigt werden, dass die Männchengesänge in geringem Maße altersabhängig waren (Offset, Varianz Onset, Silbenanzahl, Versdauer). Die Temperatur hatte einen großen Einfluss auf die zeitlichen Parameter der Gesänge wie Silben-, Pausen- und Periodendauer, welche alle mit steigender Temperatur abnahmen.

Männchen, die länger in der Nymphenphase verblieben, produzierten längere Silben, eine höhere Varianz des Onsets und geringere maximale Störpausentiefen. Je länger und schwerer die Femora der Männchen, desto höher der Onset. Auch die Versdauer und die Pausendauer hingen positiv mit der Femurbreite zusammen. Die Phasenverschiebung der Hinterbeine während der Gesangserzeugung hing stark mit der Tiefe der Störpausen zusammen und wies eine positive Abhängigkeit mit der Thoraxbreite auf. Die Werte der Immunkompetenz korrelierten positiv mit dem Onset des Gesangs des jeweiligen Männchens sowie der Femurlänge. In der F1-Population erzeugten Männchen mit hoher Immunkompetenz besonders starke Pausen. Die Weibchen bevorzugten Männchengesänge, die tiefe Offsets, lange Periode, bzw. Silben, geringe Störpausen und besonders lange Versdauern aufwiesen.

Die Tiere zeigten einen hohen Grad an Sexualdimorphismus auf, was die Morphologie und den Gesang betraf. So waren die Weibchen in den untersuchten Merkmalen Femurlänge, Kopfkapselbreite und Thoraxbreite signifikant größer. Die Männchen produzierten signifikant tiefere Offsets, geringere Störpausentiefen, längere Verse und Onset-Anstiege. Ebenfalls waren starke Unterschiede in fast allen untersuchten Morphologiemerkmalen und den meisten Gesangsparametern (Perioden, Pausen-, Versdauer, Onset, Offset, Varianz des Offsets) verschiedener Populationen von Männchen festzustellen, wobei die Weibchenpräferenzen ähnlich waren und der artspezifische Gesangsparameter, das Silben-Pausen-Verhältnis, sich nicht unterschied.

Schlüsselworte: *Chorthippus biguttulus*, Partnerwahl, Selektion, Insekten, Sexualdimorphismus, Population

in Liebe gewidmet
Elke F.

Inhaltsverzeichnis

1	Allgemeine Einleitung	1
1.1	Die Sexuelle Selektion	1
1.2	Die akustische Kommunikation der Feldheuschrecke <i>Chorthippus biguttulus</i>	2
1.3	Die Fragestellung	3
2	Die Männchengesänge der Art <i>Chorthippus biguttulus</i>	5
2.1	Einleitung	5
2.2	Material und Methoden	8
2.2.1	Das Versuchstier und dessen Haltung	8
2.2.2	Die statistischen Untersuchungen	9
2.2.3	Die Untersuchung der Gesangsparameter der Männchen	10
2.2.4	Die Untersuchung der Altersabhängigkeit der Gesangsparameter der Männchen	12
2.2.5	Die Untersuchung der Temperaturabhängigkeit der Männchengesänge	12
2.3	Ergebnisse	13
2.3.1	Der Aufbau der Männchengesänge	13
2.3.2	Die Altersabhängigkeit der Gesänge	16
2.3.3	Die Temperaturabhängigkeit der Männchengesänge	18
2.4	Diskussion	19
2.4.1	Die statischen und dynamischen Parameter	19
2.4.2	Der Vergleich der gewonnenen Daten mit Literaturwerten	20
2.4.3	Der Vergleich der Daten von Freiland- und F1-Männchen	22
2.4.4	Die Altersabhängigkeit der Gesänge	23
2.4.5	Die Temperaturabhängigkeit der Gesänge	24
2.4.6	Der Vergleich des Männchengesangs der Art <i>Chorthippus biguttulus</i> mit denen anderer sympatrisch vorkommender Schwesternarten	25
3	Die Morphologie und der zentrale Mustergenerator der Männchen	27
3.1	Einleitung	27
3.2	Material und Methoden	28
3.2.1	Die Aufnahme der Morphologieparameter der Männchen	28
3.2.2	Die Untersuchung der Abhängigkeiten der Morphologie und des Gesangs von der Entwicklungszeit als Nymphe	29
3.2.3	Die Aufnahme der Phasenverschiebung der Hinterbeinbewegung der Männchen während des Gesangs	29

3.2.4	Die Untersuchung auf Abhängigkeiten zwischen der Phasenverschiebung und den Gesangs- und Morphologieparametern der Männchen	31
3.3	Ergebnisse	31
3.3.1	Die Werte der Morphologieparameter der Männchen	31
3.3.2	Die Abhängigkeiten der Gesangs- sowie der Morphologieparametern von der Entwicklungszeit der Männchen	35
3.3.3	Die Abhängigkeiten zwischen den Morphologieparametern und den Gesangsmerkmalen der Männchen	35
3.3.4	Die Phasenverschiebung und ihre Abhängigkeiten von Gesangs- und Morphologiemerkmalen	36
3.4	Diskussion	37
3.4.1	Der Vergleich der Morphologieparameter von Freiland- und F1-Männchen	37
3.4.2	Der Einfluss der postembryonalen Entwicklungszeit auf die Morphologie und die Gesangsmerkmale	39
3.4.3	Die Abhängigkeiten der Gesangsmerkmale von den Morphologiemerkmalen	39
3.4.4	Die Abhängigkeiten der Phasenverschiebung von der Morphologie sowie Einflüsse auf Gesangsmerkmale	41
4	Die Immunkompetenz der Männchen und die Infektionsrate mit <i>Wolbachia sp.</i>	43
4.1	Einleitung	43
4.2	Material und Methoden	44
4.2.1	Die Quantifizierung der Immunkompetenz	44
4.2.2	Die Untersuchung auf Abhängigkeiten zwischen Immunkompetenz und den Gesangs- und Morphologieparametern sowie der Entwicklungszeit	45
4.2.3	Der Test auf eine <i>Wolbachia</i> -Infektion	45
4.3	Ergebnisse	49
4.3.1	Die Immunkompetenz	49
4.3.2	Die Abhängigkeiten zwischen Immunkompetenz, Entwicklungszeit, Morphologie und Gesang	49
4.3.3	Die Infektionen mit <i>Wolbachia sp.</i>	52
4.4	Diskussion	52
4.4.1	Die Immunkompetenz	52
4.4.2	Die Infektion mit <i>Wolbachia sp.</i>	54
5	Die Weibchen der Art <i>Chorthippus biguttulus</i>	55
5.1	Einleitung	55
5.2	Material und Methoden	56
5.2.1	Der Vergleich der Gesangsparameter und deren Varianzen von Männchen und Weibchen	56
5.2.2	Die Aufnahme der Morphologieparameter der Weibchen und Vergleich von Männchen und Weibchen sowie der Freiland- und der F1-Weibchen	56
5.2.3	Das Testen der Weibchenpräferenzen	57

5.2.4	Der Vergleich der Antwortfrequenzen der Freiland- und der F1-Weibchen	58
5.2.5	Der Test auf assortative Verpaarung	59
5.3	Ergebnisse	59
5.3.1	Die Gesangsparameter der Weibchengesänge und der Vergleich der Werte von Männchen und Weibchen	59
5.3.2	Die Morphologieparameter der Weibchen und der Vergleich der Werte von Männchen und Weibchen	61
5.3.3	Die Morphologieparameter der F1- und der Freiland-Weibchen im Vergleich	62
5.3.4	Die Abhängigkeiten zwischen Morphologie und Gesang der Weibchen	62
5.3.5	Die Präferenz der Weibchen für bestimmte Gesangsmerkmale . .	62
5.3.6	Die interindividuelle Varianz der Weibchen-Präferenz und Unterschiede der Antwortfrequenzen der Weibchen der Freiland- und der F1-Population	65
5.3.7	Die Abhängigkeiten zwischen der Antwortfrequenz der Weibchen auf die Gesänge und der Morphologie des singenden Männchens	66
5.3.8	Die assortativen Verpaarungen	66
5.4	Diskussion	67
5.4.1	Der Sexualdimorphismus von <i>Chorthippus biguttulus</i>	67
5.4.2	Die Varianz der Weibchen-Präferenz	71
5.4.3	Assortative Verpaarungen	73
6	Der Vergleich verschiedener Populationen von <i>Chorthippus biguttulus</i>	75
6.1	Einleitung	75
6.2	Material und Methoden	76
6.2.1	Die Standorte der verschiedenen Populationen	76
6.2.2	Der Vergleich von Gesang und Morphologie der Männchen und Weibchen verschiedener Populationen	76
6.2.3	Die Untersuchung der Präferenz von verschiedenen Männchen-Populationen durch verschiedene Weibchen-Populationen	77
6.2.4	Das Testen auf Unterschiede in der Infektionsrate mit <i>Wolbachia sp.</i>	77
6.3	Ergebnisse	77
6.3.1	Der Vergleich der Gesangsparametern der Männchen verschiedener Populationen	77
6.3.2	Der Vergleich der Morphologieparameter der Männchen verschiedener Populationen	80
6.3.3	Die Abhängigkeiten zwischen Gesangs- und Morphologieparametern der Männchen verschiedener Populationen	85
6.3.4	Der Vergleich der Gesangsparameter der Weibchen verschiedener Populationen	86
6.3.5	Der Vergleich der Morphologieparameter der Weibchen unterschiedlicher Populationen	86

6.3.6	Die Abhängigkeiten zwischen der Antwortwahrscheinlichkeit der Weibchen und einzelnen Gesangsparametern der eigenen Populationen	89
6.3.7	Die Abhängigkeiten zwischen der Antwortwahrscheinlichkeit der Weibchen jeder Population mit einzelnen Gesangsparametern aller Populationen	89
6.3.8	Die Präferenz der Weibchen für einige Morphologieparameter der Männchen	90
6.3.9	Die Bevorzugung einer Männchen-Population durch die Weibchen	90
6.3.10	Die Infektion mit <i>Wolbachia sp.</i> bei verschiedenen Populationen .	91
6.4	Diskussion	91
6.4.1	Die Unterschiede in den Gesangs- und den Morphologieparametern der Tiere verschiedener Populationen	91
7	Allgemeine Diskussion	97
7.1	Die Beeinflussung der Gesänge	97
7.2	Die Präferenzen der Weibchen	99
7.3	Die Populationsunterschiede	100
7.4	Mögliche weiterführende Versuche	100
7.5	Fazit	101
	Literaturverzeichnis	103
	Anhang	129
	Abbildungsverzeichnis	157
	Tabellenverzeichnis	163
	Danksagung	167

1 Allgemeine Einleitung

1.1 Die Sexuelle Selektion

Neben der natürlichen Selektion, nach der die Tiere einer Art überleben, die an die herrschenden Umweltbedingungen am besten angepasst sind (Darwin, 1859), gibt es noch die sexuelle Selektion, um die es in dieser Arbeit vornehmlich gehen wird.

Der Begriff „natürliche Selektion“ geht auf Charles Darwin zurück. Man versteht darunter den natürlichen Fortpflanzungs-Ausschluss von Individuen auf Grund negativer Merkmale oder Eigenschaften. Im Allgemeinen handelt es sich dabei um eine verminderte oder fehlende Lebensfähigkeit.

Bei der anisogamen sexuellen Fortpflanzung, wie wir sie bei sehr vielen Arten des Tierreichs beobachten, besteht zwischen den Männchen und den Weibchen ein grundsätzlicher Interessenkonflikt. Während die Weibchen relativ große und damit teurere Gameten beisteuern, die in ihrer Zahl begrenzt sind, produzieren die Männchen viele kostengünstigere Spermien, die in großer Zahl vorhanden sind. Dadurch haben die Männchen eine viel größere potentielle Fortpflanzungsrate (Clutton-Brock, 1991). Zwar erzeugen auch die Spermienproduktion, das Suchen und Finden des Weibchens und die Paarung selber Kosten für das Männchen (Dewsbury, 1981; Anderson, 1994; Bonduriansky, 2001), aber diese sind wesentlich geringer als der elterliche Aufwand der Weibchen. Die Weibchen bzw. ihre Eier sind die limitierte Ressource, um welche die Männchen konkurrieren, während die Weibchen das selektierende Geschlecht sind. Zusätzlich wird dieses Ungleichgewicht durch die Unbeweglichkeit der Eier und die daraus resultierende, häufig auf Seiten der Weibchen liegende, Brutpflege gefördert (Trivers, 1972; Bateman, 1948). Die Weibchen leisten in der Regel mehr elterliche Investitionen als die Männchen und daraus resultiert die bei vielen Tierarten beobachtete Wahl durch Weibchen (Anderson, 1994; Ben-Ari, 2000).

Als sexuelle Selektion wird die Auswahl des Paarungspartners nach Parametern, welche die Weitergabewahrscheinlichkeit der eigenen Gene maximieren, bezeichnet. Hier unterscheidet man die intrasexuelle Selektion, welche durch Konkurrenzverhalten innerhalb eines Geschlechts gekennzeichnet ist. Hierzu gehören z.B. die Kämpfe der Grillen (Hofmann, 1967), deren Gewinner im Besitz einer Bruthöhle ist und ein Weibchen anlocken kann. Intersexuelle Selektion führt zu der Auswahl des einen Geschlechts durch Angehörige des anderen nach einem bestimmten attraktiven Merkmal.

Da bei den meisten Tierarten die Weibchen die limitierte Ressource und damit das wählende Geschlecht sind, erwarten wir eine Auswahl der Männchen durch die Weibchen nach bestimmten Merkmalen. Paart sich ein Weibchen mit einem Männchen der falschen Art, wäre der Verlust der verwendeten Gameten viel schwerwiegender als für ein Männchen. Wir erwarten aber nicht nur die Ablehnung artfremder Männchen sondern auch die sorgfältige Auswahl „guter“ Männchen der eigenen Art, die eine

1 Allgemeine Einleitung

Maximierung des Fortpflanzungserfolgs des Weibchens garantieren.

Es kann beobachtet werden, dass die Weibchen vieler Arten aufwendige Ornamente bei Männchen bevorzugen. Hierzu gibt es zwei Hypothesen: Die Fisher Hypothese (oder auch runaway selection, Fisher 1915) besagt, dass eine stimulierende Rückkopplung zwischen Weibchenpräferenz und Männchenmerkmal besteht. Es wird angenommen, dass die Weibchen ein bestimmtes männliches Merkmal präferieren, da mit diesem Merkmal eine Aussage über die Qualität des Partners verknüpft war. Für die Weibchen gibt es einen weiteren Vorteil bei der Auswahl von Männchen mit ausgeprägtem Merkmal. Auch ihre Söhne werden dieses Merkmal aufweisen und bevorzugt von Weibchen ausgewählt werden, was die Weitergabe der Gene gewährleistet (Sexy-Son-Hypothese, Weatherhead 1979).

Amotz und Avishag Zahavi (1975; 1977) verfassten eine andere Hypothese für die Auswahl aufwendiger Merkmale der Männchen durch Weibchen. Sie stellten die sogenannte Handikap-Hypothese auf, die besagt, dass aufwendige Merkmale Gefahr durch Prädatoren oder andere Verletzungen, verminderte Nahrungsaufnahme usw. ansteigen ließe. Wenn ein Männchen diese Gefahr auf sich nehmen und es trotzdem schafft, ins reproduktionsfähige Alter zu kommen, muss dieses Männchen besonders gut angepasst sein und entsprechend vitale Nachkommen zeugen können.

Während der Balz trifft das Weibchen aufgrund der vorher besprochenen Faktoren die Entscheidung zur Paarung oder zur Zurückweisung bzw. Nichtbeachtung. Das Balzverhalten der Tiere vor der eigentlichen Paarung hat mehrere Funktionen. Es soll dem wählenden Partner signalisieren, welcher Art der Balzende angehört, es soll die Eignung zum Paarungspartner verdeutlichen, die Paarungsbereitschaft steigern und manchmal soll es Konkurrenten vertreiben.

1.2 Die akustische Kommunikation der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus*

Signale oder Verhaltensweisen eines Senders, die das Verhalten des Empfängers ändern, werden als Kommunikation bezeichnet. Die Signale können visuell, taktil, chemisch, elektrisch oder auch akustisch sein. Akustische Signale zeichnen sich durch eine relativ hohe Reichweite, eine schnelle Signaländerungsrate, eine mittlere Lokalisierbarkeit und relativ hohe energetische Kosten aus (Alcock, 2005). Je nach Umweltbedingungen gibt es eine Vielzahl von Reizanpassungen zur Optimierung des Empfangs beim Rezipienten, die wiederum der Selektion unterliegen und im Laufe der Evolution ritualisiert wurden, um z.B. eine Mehrdeutigkeit zu minimieren (Cullen, 1966) und den Empfang des Signals bei Prädatoren zu reduzieren, also ungewollte Zuhörer aus der Kommunikation auszuschließen.

Wie bei allen in der Partnerwahl benutzten Signalen sollte es sich auch bei den akustischen um ehrliche Signale handeln, d.h. es sollte einen direkten Zusammenhang zwischen dem Signalaufbau und der signalisierten Qualität geben. Deshalb nimmt man an, dass der Gesang energetisch kostspielig ist (Prestwich, 1994; Hoback und Wagner, 1997), was allerdings z.B. für die Grillen *Scapteriscus borellii* und *S. vicinus*, von Prestwich und O'Sullivan (2005) widerlegt werden konnte. Es wurde oft vermutet, dass es einen Zusammenhang zwischen Signalattraktivität und dem energetischen Aufwand der Erzeugung gibt (Ryan, 1988).

Bei der in Europa heimischen Heuschreckenart *Chorthippus biguttulus* finden wir ein polygynes bzw. promiskuitives Paarungssystem vor. Die Männchen verpaaren sich mit möglichst vielen Weibchen, während die Weibchen sich mit einem bis wenigen Männchen verpaaren können (Wirmer et al., 2010).

Das selektive Geschlecht sind die Weibchen. Sie wählen die Männchen anhand des Gesangs aus. Es handelt sich hierbei um einen angeborenen Auslösemechanismus (AAM). Wir finden ein bidirektionales Kommunikationssystem vor, wie es bei einigen Gomphocerinen Heuschrecken üblich ist (Faber, 1953; v. Helversen und v. Helversen, 1994). Die Männchen produzieren spontane Lockgesänge, auf die ein paarungsbereites Weibchen mit einem Gesang antwortet, wenn es den Sender als attraktiv einstuft. Durch diesen Wechselgesang kann sich das Männchen phonotaktisch dem Weibchen annähern, bis eine Paarung stattfinden kann.

Das Weibchen muss in der Lage sein, aus dem gehörten Signal des Männchens dessen Artzugehörigkeit, sein Geschlecht sowie möglichst seine Qualität zu erkennen. In der Gattung der Chorthippen gibt es einige sehr ähnliche Arten, die sich über die Amplitudenmodulation im Gesang (siehe Kapitel 2; Elsner 1974) unterscheiden lassen, während das Trägerfrequenzspektrum der Gesänge relativ unspezifisch ist.

Der Aufbau der Signale bei Feldheuschrecken ist vergleichsweise einfach im Gegensatz zu Signalen, die von Wirbeltieren produziert werden (Bradbury und Vehrencamp 1998; Kroodsma 1982; Tembrock 1996, siehe Kapitel 2). Dadurch ist die Herstellung artifizierlicher Reize möglich und vorangegangene Untersuchungen zeigen, worauf der Selektionsdruck wirkt (Gerhardt und Huber, 2002; Jacobs, 1953; v. Helversen, 1972; v. Helversen und v. Helversen, 1998; v. Helversen, 1979): vor allem die zeitliche Struktur der Amplitudenmodulationen des Gesangs (Stumpner und v. Helversen 2001; v. Helversen und v. Helversen 1997, siehe Kapitel 5).

Im Gegensatz zu dem Gesang einiger Vögel, der zum Teil erlernt wird, wird der Gesang der Art *Chorthippus biguttulus* vererbt und wir können in unseren Experimenten den Aspekt der Prägung vernachlässigen.

1.3 Die Fragestellung

Die Männchen sollten in ihrem Gesang drei Informationen senden. Zum einen müssen sie kenntlich machen, welcher Art sie angehören, damit Hybridisierungen vermieden werden. Des Weiteren ist es wichtig, dass in ihrem Gesang die Zugehörigkeit des Geschlechts deutlich wird und als Drittes sollte das Tier etwas über seine Qualität aussagen.

Diese Arbeit behandelt die Frage, welche Informationen über das Männchen, die für die Weibchen Hinweise über die genetische Qualität des Männchens geben würden, in seinem Gesang enthalten sind und welche dieser Informationen die Weibchen tatsächlich extrahieren. Was sagen die Signale der Männchen über ihr Alter, die Umgebungstemperatur, die Morphologie, die Immunkompetenz oder die Population des Senders aus? Und sind die Weibchen in der Lage, zwischen den Männchen unterschiedlicher Qualität zu diskriminieren?

2 Die Männchengesänge der Art *Chorthippus biguttulus*

2.1 Einleitung

Kommunikation umfasst Signale oder komplexe Verhaltensweisen, die so aufgebaut sind, dass sie das Verhalten anderer ändern. Die Umwelt begrenzt die Spannweite möglicher Signale. So werden je nach Bedingung chemische, akustische, visuelle und/oder taktile Reize eingesetzt (Alcock, 2005).

Akustische Kommunikation spielt für Mensch und Tier eine herausragende Rolle. Die Lautkommunikation unter den Individuen einer Gemeinschaft ist im Tierreich ein entscheidender Faktor, um Informationen zu übermitteln.

Feldstudien haben schon früh zu der Vermutung geführt, dass akustische Signale, welche von Insektenmännchen produziert werden, für die Partnerwahl der Weibchen eine wichtige Rolle spielen (Rösel von Rosenhof, 1749). Dies konnte durch erste Playback-Experimente (Regen, 1914) bei Grillen bewiesen werden.

Parameter, welche die Informationen über die Art und das Geschlecht übermitteln, sollten in einem Tier wie auch über die gesamte Art relativ konstant bleiben und geringe Varianzen aufweisen. Sie befinden sich intraindividuell und interindividuell in einem kleinen Bereich, was sie zu statischen Parametern macht (Gerhardt, 1991). Extreme Werte, die vom Mittel dieser Parameter abweichen, werden in Bezug auf die Partnerwahl von den Weibchen in der Regel nicht präferiert, so dass sich diese Faktoren häufig über lange Zeiträume und über viele Populationen nur wenig ändern (Stabilisierende Selektion).

Im Gegensatz dazu weisen dynamische Parameter innerhalb einer Art eine hohe Variabilität auf und unterliegen häufig der sexuellen Selektion. Die am häufigsten präferierten Werte durch Weibchen sind meist extrem, so dass hier eine ständige Veränderung des Parameters stattfindet. Diese Charakteristika ändern sich häufig noch innerhalb eines Signals und können stark von anderen Faktoren wie Temperatur, Alter oder Tageszeit abhängig sein.

Gerhardt (1991) erklärte am Beispiel von Fröschen, dass statische Charakteristika hauptsächlich die Qualität und dynamische Faktoren eher die Quantität der Rufe widerspiegeln. Andere Autoren beschrieben, dass statische Parameter wegen ihrer Konstanz wichtig für die Arterkennung seien (Faugeres et al., 1971; Popov et al., 1974).

Die Einteilung in statische und dynamische Parameter erfolgt durch die Analyse der Varianz der Faktoren in einer Population. Bei einer hohen Varianz geht Gerhardt von einem dynamischen Faktor, bei einer geringen von einem statischen Parameter aus.

Während der evolutionären Differenzierung der Gomphocerinen Heuschrecken entstanden Gruppen von nah verwandten Arten, die kaum morphologische Unterschiede

aufweisen (Harz, 1975). Der Gesang ist der relevanteste praezygotische Isolationsmechanismus bei vielen dieser Spezies (Perdeck, 1957; v. Helversen und v. Helversen, 1994). Einige Parameter der hier untersuchten Art *Chorthippus biguttulus* sollten also klar von den anderen sympatrisch vorkommenden Schwesternarten abgrenzbare Merkmale aufweisen.

Die Art *Chorthippus biguttulus* ist eine Spezies, die zur Partnerwahl bzw. -findung einen wechselseitigen Gesang einsetzt (siehe Kapitel 1.2). In vielen Arten kann zwischen Balzgesang und Spontangesang diskriminiert werden, dieser ist aber bei *Chorthippus biguttulus* identisch (v. Helversen, 1972). Die Tiere produzieren ihren Gesang, indem sie eine sogenannte Stridulationsleiste auf den Femora der Hinterbeine gegen eine verdickte Vene (Radialader) auf den Vorderflügeln reiben. Die Stridulationsleiste ist eine verdickte, mit konischen Zähnen besetzte Kutikulaleiste (Petrunkevitch und v. Gaita, 1901; v. Helversen, 1972). Jeder Anschlag über einen Zahn resultiert in einer kurzen gedämpften Schwingung der Flügel (Balakrishnan und v. Helversen, 2001).

Die Weibchen nutzen diesen Gesang als Hinweis für die Artzugehörigkeit, das Geschlecht und vermutlich die Qualität des Sängers (v. Helversen und v. Helversen, 1994). Diese Gesänge wurden in früheren Studien eingehend untersucht und in einigen Arbeiten beschrieben (Balakrishnan und v. Helversen, 2001; v. Helversen, 1972; v. Helversen und v. Helversen, 1997). Eine „Silbe“ wird meist durch drei sukzessive Auf- und Abbewegungen der Hinterbeine produziert, wobei die Bewegung der Beine gegeneinander etwas phasenverschoben sind (Elsner (1973); siehe Kapitel 3). Am Anfang der Silbe wird üblicherweise ein Puls erzeugt, der eine höhere Amplitude aufweist als der Rest der Silbe. Dieser erste, akzentuierte Puls wird als Onset bezeichnet. Der Abfall der Amplitude der Silbe auf die niedrigste Amplitude während der Pause heißt Offset. Den Aufbau eines Verses und die Nomenklatur lassen sich der Abbildung 2.1 entnehmen.

Frühere Studien (v. Helversen, 1972) zeigten, dass das Spektrum der Trägerfrequenz des Gesangs weder artspezifisch ist (Loher, 1957) noch als Attraktivitätsmerkmal dient, solange sowohl hochfrequente (20-30 kHz) als auch niederfrequente Anteile (6-8 kHz) enthalten sind (v. Helversen und v. Helversen, 1994). Deshalb wird in dieser Arbeit dieser Parameter nicht berücksichtigt.

Alterungsprozesse und Temperaturänderungen können Einfluss auf die Gesangsproduktion und damit auf die Ausbildung dieser Gesangsmerkmale nehmen.

Die Balzsignale beinhalten einige potentielle Hinweise auf das Alter des Senders bei vielen Tierarten. Bei vielen Vertebraten wie Rotwild und Vögeln konnte nachgewiesen werden, dass die akustischen Signale altersabhängig sind (z.B. Forstmeier et al., 2005; McComb, 1991; Poesel et al., 2006). Das Balzverhalten der Vertebraten ändert sich oft im Laufe ihres Lebens durch die Veränderung der Kondition und Erfahrung (siehe z.B. Dawkins, 1980; Austad, 1984).

Doch auch bei Invertebraten kann die Altersabhängigkeit von Signalen beobachtet werden. Dies kann Pheromone (Lopez et al., 2003; Osada et al., 2003; Kaltenpoth und Strohm, 2006), Färbungen (Buchholz, 1991; Johnstone, 1995; Candolin, 2000; Miller und Brooks, 2005), das Balzverhalten per se (Höglund und Lundberg, 1987; Felton et al., 2006) genauso wie akustische Signale (McComb, 1991; Simmons und Zuk, 1992; Berttram, 2000; Forstmeier et al., 2005; Poesel et al., 2006; Jacot et al., 2007) betreffen. Änderungen während der Adultphase finden wir häufig bei Arten, in denen Männchen miteinander konkurrieren oder in Spezies, in denen Brautgeschenke üblich sind, wel-

che für die Reproduktion des Weibchens entscheidend sind. Hier dominieren ältere Männchen aufgrund ihrer Erfahrung (Howard, 1978; Clutton-Brock et al., 1982; Rohwer, 1980; Rasmussen et al., 2008). Doch auch in anderen Gruppen, in denen die Selektion der Weibchen ausschlaggebend ist, kommt es zu Veränderungen. Für Balzsignale bei Insekten konnte dieses Phänomen ebenfalls beobachtet werden. z.B. an *Drosophila montana* (Hoikkala et al., 2008), *Gryllus bimaculatus* (Simmons und Zuk, 1992), *Gryllus campestris* und *Gryllus integer* (Bertram, 2000; Jacot et al., 2007).

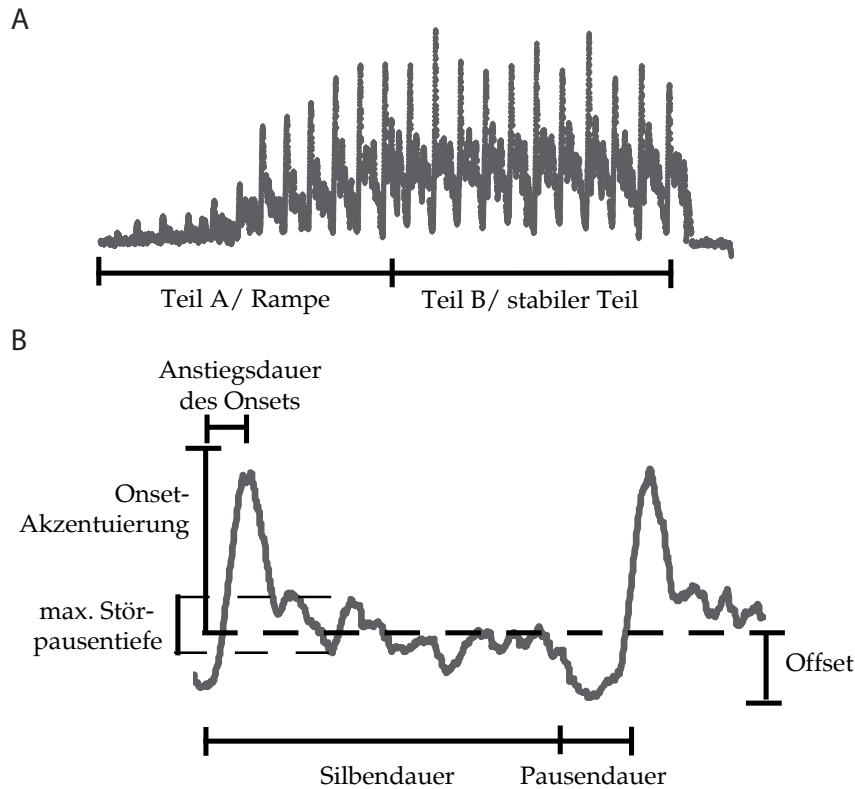


Abbildung 2.1: Gesangsstruktur eines Männchens der Art *Chorthippus biguttulus*.

Dargestellt sind die Umhüllende eines gesamten Verses, unterteilt in die Rampe (Teil A) mit aufsteigender Amplitude und dem stabilen Teil B (A), und die untersuchten Gesangsparameter Silbe, Pause, Amplitude des Onset, Anstiegsdauer sowie Offset (B)

Weibchen vieler Tierarten paaren sich bevorzugt mit Männchen eines bestimmten Alters (Brooks und Kemp, 2001).

Verändern sich die akustischen Signale der Männchen der Art *Chorthippus biguttulus* während des Alters in der Adultphase?

Ein anderer Faktor, der eine große Rolle bei allen physiologischen Prozessen spielt, ist die Temperatur. Da die Heuschrecken wie alle Invertebraten zu den poikilothermen Tieren gehören und eine nicht konstante, von der Umgebung abhängige Körpertemperatur aufweisen, unterliegen auch die physiologischen und Prozesse starken Schwankungen (Walker, 1975). Die Raten der metabolischen Prozesse steigen mit höherer Temperatur bis zu einem Maximum an (Willmer, 1982).

Es wurden bereits einige Studien zu der Temperaturabhängigkeit physiologischer

Prozesse bei Insekten gemacht (Walker, 1962, 1975; Doherty, 1985; Pires und Hoy, 1992). Berühmt wurde das Grillen-Thermometer aus dem 19. Jahrhundert. Grillen verschiedener Arten, z.B. *Oecanthus niveus* (DeGeer) reiben bei 60° Fahrenheit 72x ihre Flügel zur Gesangsproduktion aneinander. Diese Zahl sinkt bzw. steigt um vier Reibbewegungen pro 1° Temperaturveränderung (Brooks, 1882). Solche Beobachtungen wurden auch bei Zikaden, Laubheuschrecken und bei *Drosophila* gemacht (z.B. Heath, 1972; Josephson, 1975; Hoikkala, 1985). Bei *Chorthippus*-Arten konnte eine starke Abhängigkeit der Gesänge mit der Temperatur festgestellt werden (Bauer und v. Helversen, 1987; v. Helversen, 1972). So sinken die Silben- und die Pausendauer mit steigender Temperatur an.

In diesem Kapitel soll es um die Beschreibung und den Vergleich der Gesangsparameter von Freiland- und F1-Männchen der Art *Chorthippus biguttulus* und ihre mögliche Einteilung in statische und dynamische Faktoren gehen, sowie ihre Alters- und Temperaturabhängigkeit getestet werden. Zusätzlich werden die Gesangsmerkmale mit den Daten früherer Arbeiten und mit den Gesangsparametern sympatrisch vorkommender Arten verglichen.

2.2 Material und Methoden

2.2.1 Das Versuchstier und dessen Haltung

Ich verwendete Tiere der Art *Chorthippus biguttulus* (Linnaeus 1758) für sämtliche Versuche. Diese Feldheuschrecke (Acrididae) gehört zu den Kurzfühlerschrecken (Caelifera) der Unterfamilie Gomphocerinae. Sie ist in Europa und Asien heimisch und nicht gefährdet, sondern häufig vertreten. Sie wird auch Nachtigall-Grashüpfer genannt. Die Art bevorzugt trocken-warme Standorte mit sandigem Untergrund und offenen Bodenstellen, auch Wegränder, Kahlschläge und Brachen (Detzel, 2004).

Für alle Versuche wurden ausschließlich adulte virginelle Tiere eingesetzt. Nach der Adulthäutung wurden die Tiere sofort nach Geschlechtern getrennt und individuell mit einem Drei- oder Vierpunktcode markiert (Edding).

Als Futter standen den Tieren ad libitum verschiedene im natürlichen Habitat vorkommende Gräserarten (v.a. *Dactylus glomerata*, *Bromus erectus erectus*, *Poa annua*; ständig frisch) und ein Gemisch aus Grillenfutter (Nekton) und Fischfutter (Tetra GmbH) zur Verfügung.

Die Freiland-Tiere

Alle verwendeten Freiland-Tiere wurden von Juli bis August der Jahre 2008, 2009 sowie 2010 subadult im Freiland auf Trockenwiesen gefangen.

Die von mir in den ersten Kapiteln vorgestellten Freiland-Tiere wurden von einer Wiese in der Nähe Göttingens (GPS-Koordinaten: 51.43, 9.94) entnommen.

Die F1-Tiere

Für die Untersuchungen an F1-Tieren wurden ausschließlich Nachkommen von Eltern aus der Göttinger Population verwendet. Es wurden 200 Männchen und 200 Weibchen

in einen gemeinsamen Käfig gebracht. Als Ablagemöglichkeit für die Eier stand den Weibchen ein Behälter mit feuchtem Granulat (Vermiculite Dämmstoffe, Deutschland) zur Verfügung.

Die Gelege wurden für vier Wochen bei Raumtemperatur und anschließend mindestens drei Monate bei 4°C in einem Kühlschrank gelagert, um eine für die Entwicklung im Embryonalstadium nötige Kälteperiode zu simulieren (Ingrisch und Köhler, 1998). Danach wurden die Gelege bei einem Tag-Nachtrhythmus von 16:6 Stunden aufbewahrt, wobei die Temperatur 15- 20°C betrug.

Nach etwa zwei Wochen schlüpften die Nymphen aus den Eiern und nach zwei bis drei weiteren Wochen fand die Adulthäutung statt.

2.2.2 Die statistischen Untersuchungen

Die statistischen Testmethoden werden für die jeweiligen Experimente in den entsprechenden Kapiteln genannt.

Die Signifikanzwerte, ihre Notation und Interpretation lassen sich der Tabelle 2.1 entnehmen.

Der Vergleich von Mittelwerten bzw. Medianen

Um verschiedene Gruppen bzw. deren Werte miteinander zu vergleichen, wurde mit dem Programm Graphpad InStat (Version 3.06) gearbeitet.

Bei dem Vergleich zweier unabhängiger Gruppen mit normalverteilten Daten und ähnlichen Standardabweichungen wurde ein ungepaarter t-Test (zweiseitig) durchgeführt. Unterschieden sich die Standardabweichungen der Gruppen, so wurde zusätzliche noch eine Welch-Korrektur durchgeführt.

Bei dem Vergleich der Daten zweier Gruppen, bei denen die Daten nicht normalverteilt waren, wurde ein Mann-Whitney-Test (auch: Wilcoxon-Mann-Whitney-Test, U-Test, Wilcoxon-Rangsummentest) gemacht. Er diente zur Überprüfung ob zwei unabhängige Verteilungen zu derselben Grundgesamtheit gehörten.

Galt es, mehrere abhängige Gruppen einzubeziehen, so griff ich bei ausschließlich normalverteilten Daten zu einer Varianzanalyse mit wiederholten Messungen (Repeated Measures Analysis of Variance, ANOVA) mit einem anschließenden Tukey-Kramer-Test (Post-Hoc-Mehrfachvergleiche). Mit so einem Test prüft man, ob von den Werten in einer ANOVA die Stichproben unterschiedliche Mittelwerte besitzen. Waren die zu untersuchenden Daten nicht gepaart, also nicht voneinander abhängig, so führte ich eine Einfache Varianzanalyse (One-way ANOVA) durch (ebenfalls mit Tukey-Kramer-Test als Post-Test).

Ein Friedman-Test (Post-Test: Dunn's Post-Hoc-Mehrfachvergleiche) wurde dann gemacht, wenn mehr als zwei gepaarte nicht normalverteilte Gruppen verglichen wurden und ein Kruskal-Wallis-Test (Post-Test: Dunn's-Test) bei nicht normalverteilten und nicht gepaarten Datensätzen.

Die Korrelationen

Um auf eventuelle Abhängigkeiten zu testen, wurden Korrelationen durchgeführt.

2 Die Männchengesänge der Art *Chorthippus biguttulus*

Die Pearson-Korrelationen, das heißt die Untersuchung auf Abhängigkeiten zwischen Parametern, die normalverteilt waren, wurden mit dem Programm Minitab (Version 15.1.30.0.) durchgeführt.

Waren die Parameter, die auf eine Korrelation hin untersucht werden sollten, nicht normalverteilt, wurde eine Spearman-Korrelation (Programm: GraphPad InStat) gemacht.

Die Hauptkomponentenanalyse

Durch die Anzahl der von mir berücksichtigten Parameter ist die gewonnene Datenmenge relativ groß. Ich führte Hauptkomponentenanalysen durch, um die Parameteranzahl und somit die Struktur meiner Datensätze zu reduzieren. Diese Analyse wurde mit dem Programm Minitab durchgeführt. Es werden immer so viele Komponenten berechnet, dass 70% der Varianz erklärt werden. Bei dem Matrixtyp handelt es sich um eine Korrelation.

Tabelle 2.1: Die Signifikanzklassen.

Dargestellt werden die Fälle für den Wert des Signifikanzwertes p , die Interpretation und die Notation nach Stahel (2008)

Fall	Interpretation	Notation
$p > 0,05$	nicht signifikant	n.s.
$0,05 \geq p > 0,01$	schwach signifikant	*
$0,01 \geq p > 0,001$	stark signifikant	**
$0,001 \geq p$	sehr stark signifikant	***

2.2.3 Die Untersuchung der Gesangsparameter der Männchen

Für diesen Versuch wurden die Gesänge von 54 Männchen aus dem Freiland und 64 Männchen aus der F1-Gruppe aufgenommen und analysiert.

Die Aufnahme der Männchengesänge

Die Aufnahmen der Männchengesänge fanden in einem schallisolierten Raum statt, welcher durch Leuchtstoffröhren (Aqua Relle, 36W, Phillips) beleuchtet und mithilfe eines tragbaren Heizlüfters auf eine konstante Temperatur gebracht wurde.

Die Männchen wurden einzeln in kleine Drahtkäfige (6 x 6 x 6 cm) gesetzt, in denen sie Gras ad libitum zur Verfügung hatten. Diese Einzelkäfige standen in kleinen schalldicht voneinander abgegrenzten Kompartimenten. Über diesen Käfigen hing jeweils in einem Abstand von 1- 2 cm ein Mikrofon (Electret-Kondensatormikrophon, TCM 141, AV-JEFE), welches in einem Frequenzbereich von 30- 18000 Hz aufnahm.

Die Mikrofone waren an einen Computer angeschlossen und wurden, über ein Programm gesteuert („SCAN“, LabView 7.0, National Instruments, USA, Programmierung: R.M. Hennig, Humboldt-Universität zu Berlin), der Reihe nach jeweils 500 ms lang abgetastet. Wurde ein Signal zwischen 4 und 40 kHz (Trägerfrequenz der Männchengesänge der Art *Chorthippus biguttulus*) registriert, wurde automatisch mit einer Aufnahme begonnen. Die jeweilige Aufnahme dauerte mindestens 9 s, wurde aber,

wenn nach dieser Zeit immer noch entsprechende Signale registriert wurden, auf eine Dauer von 18 s verlängert.

Über einen Vorverstärker (MA222, Vivanco, Conrad, Deutschland) und einen Verbindungsblock (SCB- 68, National Instruments, USA) wurde das analoge Signal durch eine Analog-Digital-Wandlerkarte (PCI-6221, National Instruments, USA) mit einer Abtastrate von 100 kHz in ein digitales Signal umgewandelt, welches vom Computer gespeichert wurde.

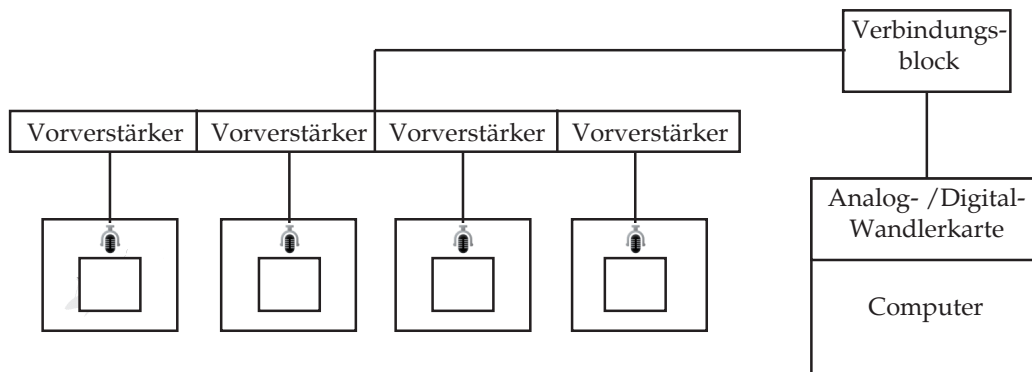


Abbildung 2.2: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zur Aufnahme der Männchengesänge von *Chorthippus biguttulus*

Die Temperatur wurde bei allen Aufnahmen mit Ausnahme der Untersuchung der Temperaturabhängigkeit (siehe Kapitel 2.3.2) konstant bei $30 \pm 1^\circ\text{C}$ gehalten.

Die Analyse der Gesangsparameter der Männchen

Die Auswertung des Gesangs erfolgte mit dem Programm Envelope-Analysis (Lab-View 7.0, National Instruments, USA, Programmierung: R. M. Hennig), mit dem zunächst die Umhüllende des Gesangs mit einer Integrationszeit von 4 ms berechnet wurde (vergl. v. Helversen et al., 2004), über die dann das quadratische Mittel berechnet wurde, aus dem die Wurzel gezogen wurde (Root Mean Square, RMS). Diese Methode eignet sich zur Glättung von stark amplitudenmodulierten Signalen.

$$x_{rms} = \sqrt{\frac{1}{N} \sum x_i^2}$$

Für die Auswertung der Parameter Onset-Anstiegsdauer, Silbendauer, Pausendauer, Onset, Offset, maximale Störpauisentiefe und Silbendauer wurden ausschließlich jene Silben ausgewertet, die sich im sogenannten stabilen Teil des Verses befanden (siehe Abb. 2.1 A). Pro Männchen wurde jeweils über 30- 50 Silben aus mehreren Versen gemittelt.

Für die Berechnung der zeitlichen Parameter Silben- und Pausendauer wurden manuell über den Bereich von 5- 10 Silben eine gleich bleibende Schwelle gelegt, die die Anfangs- und Endpunkte der Silben bzw. Pausen markierte, indem die Onsetmaxima und Offsetminima detektiert wurden. Eine Periode definierte sich durch die Silbendauer plus der folgenden Pausendauer. Das Silben-Pausen-Verhältnis erhält man durch die

Division der Silbe durch die Pause.

Ebenfalls aufgenommen wurden die Merkmale Anstiegsdauer des Onsets und maximale Störpausentiefe in der Silbenamplitude nach dem Onset.

Der Onset definiert sich als der Amplitudenunterschied zwischen der mittleren Amplitude der Silbe (ohne Onset) und dem höchsten Peak am Anfang derselben. Der Offset gibt die Relation zwischen dem tiefsten (stillsten) Punkt der Amplitude der Pause und der mittleren Amplitude der vorherigen Silbe wieder. Beide Parameter wurden in Dezibel (dB) angegeben (v. Helversen et al., 2004).

$$Onset(dB) = 20 * \log \frac{Amplitude_{Onset}(V)}{Amplitude_{Silbe}(V)}$$

$$Offset(dB) = 20 * \log \frac{Amplitude_{Pause}(V)}{Amplitude_{Silbe}(V)}$$

Von allen Gesangsparametern wurde der Koeffizient der Varianz (CV) berechnet, indem die Standardabweichung durch den Mittelwert dividiert wurde, dies hatte eine Normierung der Varianz zur Folge, so dass sich die Variabilitäten verschiedener Gesangsmerkmale vergleichen lassen. Dieser Wert wurde für jedes einzelne Männchen (intraindividuell) und für die gesamte Gruppe (interindividuell) ermittelt. Wurden Werte durch das mathematische Verfahren negativ, so wurde ihr Betrag angegeben.

$$CV(\%) = \frac{Standardabweichung}{Mittelwert} * 100$$

2.2.4 Die Untersuchung der Altersabhängigkeit der Gesangsparameter der Männchen

In diesem Versuch wurden 12 Männchen aus dem Freiland und 15 Männchen der F1-Population getestet.

Sieben, 14, 21 und 28 Tage nach der Adulthäutung wurden Gesangsaufnahmen der Tiere gemacht. Diese Aufnahmen wurden ausgewertet und die Gesangsparameter miteinander verglichen.

Da in allen Altersgruppen die gleichen Männchen berücksichtigt wurden, kam zum Vergleich der Gesangsparameter bei normalverteilten Daten eine Varianzanalyse mit wiederholten Messungen zum Einsatz. Bei nicht normalverteilten Werten verwendete ich einen Friedman-Test.

2.2.5 Die Untersuchung der Temperaturabhängigkeit der Männchengesänge

Ein Teil der Männchen aus dem Freiland Göttingens (N=17) und der Männchen der F1-Gruppe (N=18) wurden im Alter von zwei bis drei Wochen bei drei verschiedenen Temperaturen aufgenommen. Die Testtemperatur wurde in der Schallkammer während der jeweiligen Aufnahme konstant bei 30°C, 33°C bzw. 36°C mit jeweils ±1°C gehalten.

Zum Vergleich der Gesangsparameter kam bei normalverteilten Daten der Varianzanalyse mit wiederholten Messungen (Post-Hoc-Mehrfachvergleiche, Tukey-Kramer) zum Einsatz. Bei nicht normalverteilten Werten verwendete ich einen Friedman-Test (Dunn's Post-Hoc-Mehrfachvergleiche). Alle Datensätze waren gepaart, da die Männchen in allen drei Gruppen identisch waren.

2.3 Ergebnisse

2.3.1 Der Aufbau der Männchengesänge

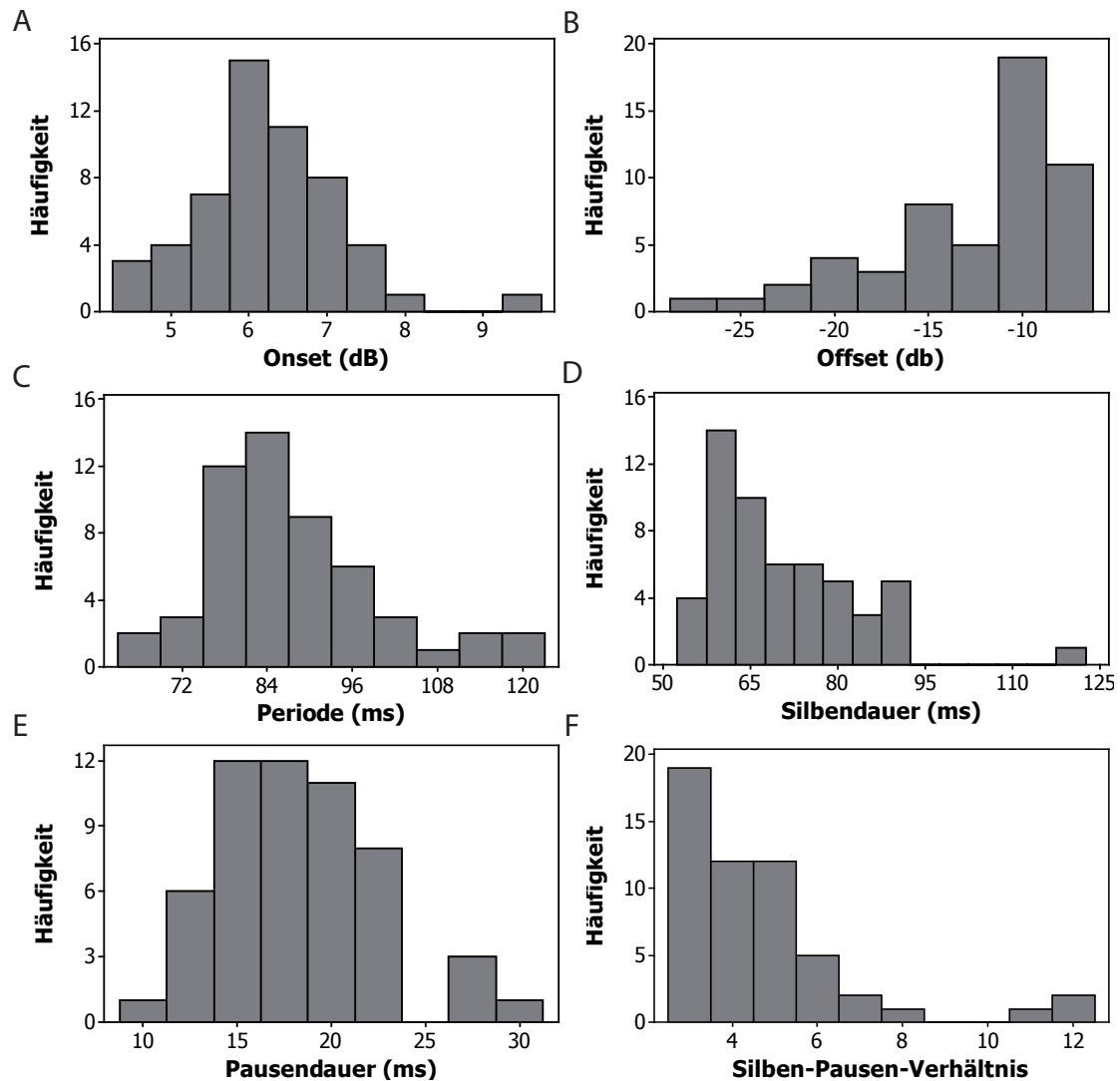


Abbildung 2.3: Die Gesangsparameter der Freiland-Männchen der Art *Chorthippus bi-guttulus* aus Göttingen.

Dargestellt sind Häufigkeitsverteilungen für die Parameter Onset (A), Offset (B), Periode (C), Silbendauer (D), Pausendauer (E) und Silben-Pausen-Verhältnis (F) der Freiland-Männchen (aufgenommen bei 30°C, N=54).

Tabelle 2.2: Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Gesangsparameter der Freiland-Männchen
N=54

Eigenwert	2,7464	1,7957	1,3313	1,0620
Anteil	0,305	0,200	0,148	0,118
Kumulativ	0,305	0,505	0,653	0,771
Variable	Faktor1	Faktor2	Faktor3	Faktor4
Onset (dB)	0,215	-0,320	0,421	0,340
Offset (dB)	-0,388	0,132	-0,123	-0,369
Periode (ms)	0,515	0,237	-0,305	0,037
Silbendauer (ms)	0,452	0,417	-0,189	0,159
Pausendauer (ms)	0,399	-0,351	-0,376	-0,213
Silbe/Pause	-0,055	0,620	0,324	0,279
Onset-Anstiegsdauer (ms)	-0,269	-0,128	-0,431	0,315
maximale Störpausentiefe (V)	0,296	-0,257	0,475	-0,173
Versdauer (ms)	0,103	0,246	0,146	-0,686

Die Terminologie der Gesangsparameter wird aus v. Helversen (1972) übernommen.

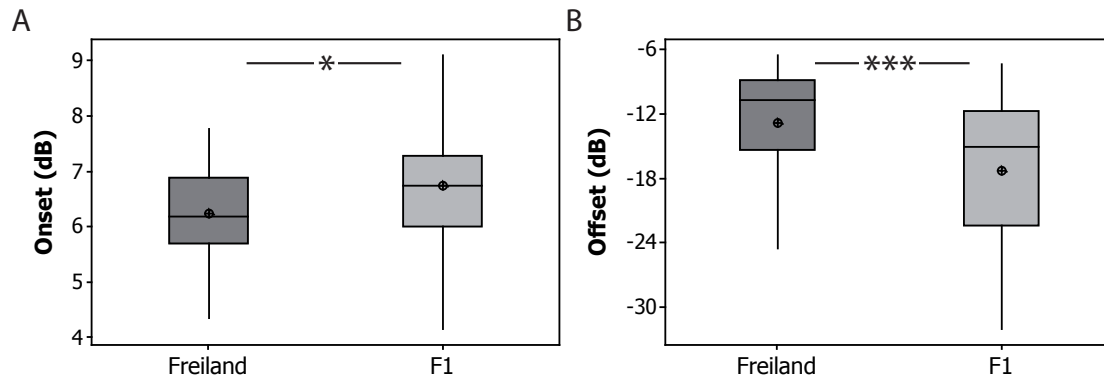
Die Gesänge der Männchen aus dem Freiland Göttingens bestanden aus je 1- 5 Versen, die jeweils aus durchschnittlich 25 Silben aufgebaut waren und eine mittlere Dauer von 2,2 s aufwiesen. Die Silben waren im Mittel 70,5 ms lang, die Pausen 18,3 ms. Der Onset erreichte bei den Freiland-Tieren Werte zwischen 4,4 und 9,3 dB. Die Anstiegsdauer des Onset betrug 9,4 ms und zeigte eine Standardabweichung von 2,3 ms.

Die Offsets dieser Gesänge hatten einen mittleren Wert von $-12,8 \pm 5$ dB. (Alle Werte sind der Abbildung 2.3 sowie den Tabellen im Anhang zu entnehmen.)

Um die Parameter in Gruppen zusammenzufassen, wurde eine Hauptkomponentenanalyse durchgeführt, deren Ergebnis in Tabelle 1 im Anhang dargestellt ist. Die Varianz von 70% der Verteilung der Gesangsparameter ließ sich auf sechs Gruppen verteilen. Der Anteil an der Gesamtvarianz der einzelnen Gruppen war jeweils relativ gering. Es ließ sich nur ein Parameter reduzieren (intraindividuelle Varianz des Offsets).

Reduzierte man die zu analysierenden Parameter auf neun Hauptgesangsparameter, so änderte sich das Ergebnis kaum (siehe Tabelle 2.2). Die erste Hauptkomponente wies eine Varianz (einen Eigenwert) von 2,7 auf und stellte 30,5% der Gesamtvarianz dar. Diese erste Komponente könnte als Effekt der Perioden, der Silbendauer und Pausendauer sowie des Offsets betrachtet werden, da die Koeffizienten dieser Terme dasselbe Vorzeichen aufwiesen und nicht nahe Null (sondern $>0,3$) waren.

Die zweite Hauptkomponente wies eine Varianz von 1,8 auf und stellte 20% der Variabilität in den Daten dar. Sie wurde aus den ursprünglichen Daten mit Hilfe der unter Faktor 2 aufgeführten Koeffizienten berechnet. Diese Komponente konnte zu einem gewissen Grad als Abhängigkeit der Silben- sowie der Pausendauer und des Silben-Pausen-Verhältnisses, welches ja auch rechnerisch besteht, betrachtet werden. Auch der Onset hat einen relativ hohen negativen Anteil. In die dritte Komponente laden vor allem der Onset, das Silben-Pausen-Verhältnis und die Störpausentiefe sowie negativ die Periode, die Pausendauer und die Onset-Anstiegsdauer, während die vierte Komponente aus Onset, negativem Offset, Onset-Anstiegsdauer und Versdauer berechnet wird. Da alle Parameter in den Hauptkomponenten mit einem relativ hohen Koeffizienten vertreten waren, war eine Reduzierung der Parameter nicht möglich.



Abbildungung 2.4: Der Vergleich einiger Gesangsparametern der Freiland- und der F1-Männchen.

Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Onset (A) und Offset (B) (aufgenommen bei 30°C), N=54 Freiland-, 65 F1-Männchen

Sämtliche Gesangsparameter und deren intraindividuelle Varianzen waren voneinander unabhängige Merkmale.

Es gab signifikante Unterschiede in den Werten für Offset und Onset beim Vergleich der Gesänge von F1- und Freiland-Tieren, die bei 30°C aufgenommen wurden (siehe Abb. 2.4, der Vergleich bei weiteren Temperaturen ist der Tabelle 2.4 zu entnehmen).

Die Offsets der Freiland-Tiere lagen bei -13,6 dB und waren in Relation zur produzierten Amplitude der Silbe weniger akzentuiert als die der F1-Gruppe, die durchschnittlich -17,5 dB erreichten (Mann-Whitney Test: $p < 0,0001$).

Die Werte der F1-Tiere für die Onset-Intensität waren schwach signifikant höher (Ungepaarter t-Test: $p = 0,023$) als in der Freiland-Gruppe und betrugen im Mittel 6,6 dB. Die Perioden, Silbendauern und Pausendauern (Mann-Whitney Test: $p = 0,966$; Mann-Whitney Test: $p = 0,843$; Ungepaarter t-Test: $p = 0,965$) der F1-Männchen waren denen der Freiland-Männchen sehr ähnlich.

Auch das Verhältnis von Silben- zu Pausendauer wies keine signifikanten Unterschiede zwischen den Vergleichsgruppen auf (Mann-Whitney Test: $p = 0,446$). Die mittlere Onset-Anstiegsdauer betrug bei den Freiland- und bei den F1-Männchen jeweils 9,4 ms.

Die Versdauer der Freilandtiere war mit 2554 ± 314 ms länger als die der F1-Tiere mit 2352 ± 332 ms (Mann-Whitney Test: $p = 0,004$). Die maximalen Störpausentiefen lagen bei den Freiland-Männchen bei $0,43 \pm 0,12$ V und bei den F1-Männchen bei $0,47 \pm 0,13$ V. Es gab keine signifikanten statistischen Unterschiede der Störpausentiefe beider Gruppen (Mann-Whitney Test: $p = 0,084$).

Die F1-Tiere zeigten Abhängigkeiten der Gesangsparameter Periode und Silbendauer (Pearson: $r = 0,861$, $p < 0,0001$) sowie zwischen dem Silben-Pausen-Verhältnis und der Pausendauer (Spearman: $r = -0,804$, $p < 0,0001$). Diese beiden Abhängigkeiten erklären sich durch die rechnerischen Zusammenhänge der Parameter.

Um die Konstanz der Gesangsparameter intraindividuell und zwischen den verschiedenen Männchen beurteilen zu können, wurde der Variationskoeffizient berechnet. Da sich die intraindividuellen Varianzen der F1- und der Freiland-Gruppe für kei-

2 Die Männchengesänge der Art *Chorthippus biguttulus*

nen Gesangsparameter rechnerisch unterschieden, werden sich im Folgenden gemeinsam betrachtet.

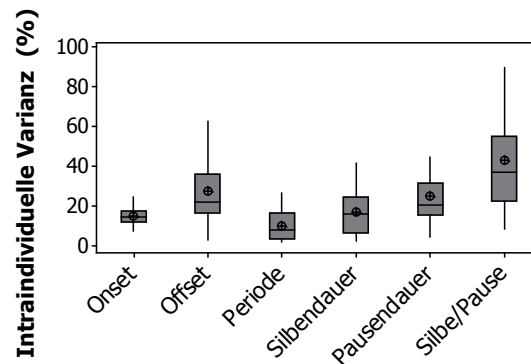


Abbildung 2.5: Die intraindividuelle Varianz der Gesangsparameter der Männchen.

Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Varianzen der Parameter Onset, Offset, Periode, Silbendauer, Pausendauer und Silben-Pausen-Verhältnis (aufgenommen bei 30°C), N=119 (Freiland- + F1-Männchen)

Der Koeffizient der intraindividuellen Varianz des Onsets erreichte einen mittleren Wert von 15%, wobei die Werte der einzelnen Männchen sich zum Teil stark unterschieden und es so zu einer Standardabweichung des CV von 5% kam. Bei dem CV des Offsets der einzelnen Männchen lagen die Werte in dem Bereich von 3 bis zu 73%, waren also von Männchen zu Männchen sehr unterschiedlich. Es ergab sich ein Mittelwert von 26%. Die Koeffizienten der intraindividuellen Varianz der Periode bzw. der Silbendauer betrugen im Mittel 10 und 17%, während die Pausendauern und das Silben-Pausen-Verhältnisse um 25 bzw. 43% variierten (siehe Abb. 2.5) und bei den Männchen Einzelwerte von 8 bis 118% beobachtet werden konnten.

Es wurden ebenfalls die interindividuellen Varianzen ermittelt. Die Werte der intraindividuellen Varianz waren denen der interindividuellen Varianz relativ ähnlich (siehe Tabelle 2.3 und Abbildung 2.5).

Tabelle 2.3: Vergleich der interindividuellen Varianz der Freiland- und der F1-Männchen.

Dargestellt sind die verglichenen Parameter und der Mittelwert der Freiland- (N=54) und der F1-Männchen (N=64)

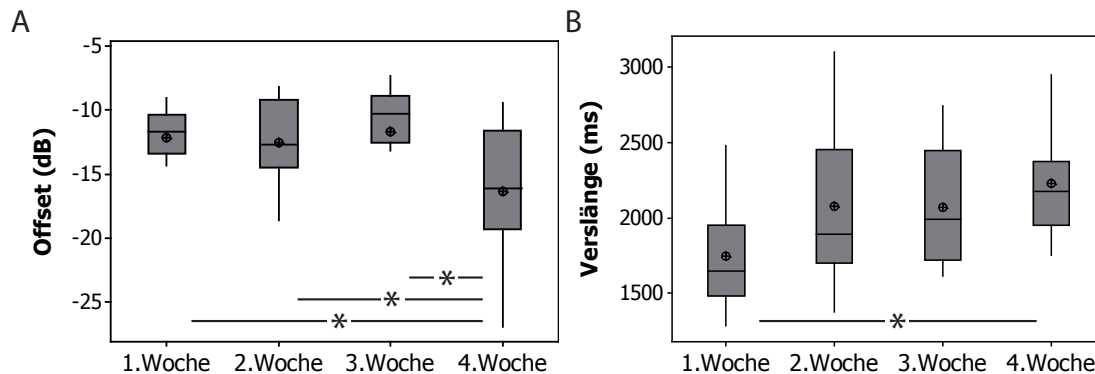
Parameter	Freiland	F1
Varianz Onset (%)	15	15
Varianz Offset (%)	27	25
Varianz Periode (%)	10	11
Varianz Silbendauer (%)	17	16
Varianz Pausendauer (%)	25	23
Varianz Silbe/Pause (%)	50	42

2.3.2 Die Altersabhängigkeit der Gesänge

Der mittlere Onset-Wert der Männchen aus dem Freiland blieb über das Alter relativ konstant (Friedman-Test: $p=0,139$). Tendenziell gab es einen leichten Anstieg zwischen

der 3. und der 4. Woche (von im Mittel 6,3 auf 7,1 dB), dieser war allerdings nicht signifikant (Gepaarter t-Test: $p=0,077$).

Der Offset zeigte tendenzielle Unterschiede in den verschiedenen Testphasen (Friedman Test: $p=0,081$). Der Wert, der von den Tieren in der 4. Woche produziert wurde, war mit einem durchschnittlichen Wert von -16,4 dB und einer Standardabweichung von 5,1 akzentuierter als während der ersten drei Lebenswochen (siehe Abb. 2.6 A).



Abbildungung 2.6: Vergleich einiger Gesangsparameter der Freiland-Männchen im 4-Wochen-Verlauf.

Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Offset (A) und Verslänge (B) (aufgenommen bei 30°C); $N=12$

Eine Woche nach der Adulthäutung produzierten die Männchen im Durchschnitt 23 Silben pro Vers, was tendenziell weniger waren, als in den folgenden Wochen, wo im Mittel 27- 29 Silben einen Vers bildeten (Friedman-Test: $p=0,07$). So wurde auch die Versdauer nach der ersten Woche länger und stieg von durchschnittlich 1,7 s auf einen Wert von 2,07 in der zweiten und dritten Woche und 2,2 s in der vierten Woche signifikant an (Friedman-Test: $p=0,04$, siehe Abb. 2.6 B).

Die Pausendauer (ANOVA: $p=0,377$), Periode (Friedman-Test: $p=0,348$) und die Silbendauer (Friedman-Test: $p=0,873$) zeigten keine Unterschiede zwischen den Aufnahmen und auch das Silben-Pausen-Verhältnis blieb über die Zeit konstant (Friedman-Test: $p=0,94$).

Die intraindividuelle Varianz des Onsets betrug bei den Männchen in der 1. Woche nach finaler Häutung 18%, nach zwei Wochen 13%. Die Varianz nahm somit signifikant zwischen 1. und 2. Woche ab (Gepaarter t-Test: $p=0,046$) und war in der 1. Woche tendenziell größer als in der 4. Woche (Gepaarter t-Test: $p=0,056$).

Die Varianzen (intraindividuell) der übrigen Gesangsparameter wie Offset, Periode, Silben-, Pausendauer (alle Friedman-Test: $p=0,487$, $p=0,846$, $p=0,937$, $p=0,893$) und Silben-Pausen-Verhältnis (ANOVA: $p=0,825$) blieben über das Alter konstant.

Während die Freiland-Männchen signifikante Änderungen der Parameter Offset, Silbenanzahl, Periodendauer und Onset-Varianz aufwiesen, fand man bei der Untersuchung der Altersabhängigkeit der F1-Tiere diese signifikanten Änderungen nicht.

Die Silbenanzahl im Vers stieg in dieser Gruppe tendenziell von durchschnittlich 24 (1. Woche) auf 29 in der 2. Woche (Gepaarter t-test: $p=0,064$), alle anderen Gesangsparameter und deren Varianzen blieben über das Alter konstant ($p>0,185$, siehe Anhang).

2.3.3 Die Temperaturabhängigkeit der Männchengesänge

Tabelle 2.4: Vergleich der Gesangsparameter der Freiland- und der F1-Männchen bei verschiedenen Temperaturen.

Dargestellt sind die verglichenen Parameter, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p, 30°C: N=54 Freiland-, 65 F1-Männchen, 33°C und 36°C: N=17 Freiland-, 18 F1-Männchen

30°C		
Parameter	statistischer Test	p
Onset (dB)	Ungepaarter t-Test	0,020
Offset (dB)	Mann-Whitney Test	<0,0001
Periode (ms)	Mann-Whitney Test	0,966
Silbendauer (ms)	Mann-Whitney Test	0,843
Pausendauer (ms)	Ungepaarter t-test	0,965
Silbe/Pause	Mann-Whitney Test	0,446
Versdauer (ms)	Mann-Whitney Test	0,004
Rampendauer (ms)	Ungepaarter t-test	0,002
Onset-Anstiegsdauer (ms)	Mann-Whitney Test	0,649
max. Störpauisentiefe (V)	Mann-Whitney Test	0,084
33°C		
Onset (dB)	Ungepaarter t-test	0,658
Offset (dB)	Mann-Whitney Test	0,754
Periode (ms)	Mann-Whitney Test	0,089
Silbendauer (ms)	Mann-Whitney Test	0,031
Pausendauer (ms)	Ungepaarter t-test	0,493
Silbe/Pause	Ungepaarter t-test	0,745
36°C		
Onset (dB)	Ungepaarter t-test	0,412
Offset (dB)	Mann-Whitney Test	0,656
Periode (ms)	Ungepaarter t-test	0,055
Silbendauer (ms)	Mann-Whitney Test	0,020
Pausendauer (ms)	Mann-Whitney Test	0,637
Silbe/Pause	Mann-Whitney Test	0,017

Im Mittel nahm bei den Männchen mit zunehmender Temperatur sowohl die Silben- als auch die Pausendauer und damit die Periodendauer signifikant ab.

Während die Periode bei den Freiland-Männchen bei 30°C durchschnittlich 92 ms betrug, dauerte sie bei 33°C 84 ms und bei 36°C 76 ms (Friedman-Test: $p=0,0005$), was durch eine signifikante Verkürzung der Pausendauer (ANOVA: $p=0,004$) von 19 ms (30 und 33°C) auf 15,6 ms (36°C) sowie der Silbendauer (ANOVA: $p=0,0003$) von 78,1 ms bei 30°C auf 67 ms (33°C) und 63,6 ms (36°C) zu erklären ist (siehe Abbildung 2.7).

Bei den F1-Tieren ergab sich bei der Betrachtung der Periode nach einem Friedman-Test ($p<0,0001$) ein signifikanter Unterschied zwischen 30 und 33°C sowie 33 und 36°C, wobei die Periode bei 30°C 91,3 ms, bei 33°C 78,6 ms und bei 36°C 69,4 ms betrug. Dies erklärte sich durch die signifikant abnehmende Silbendauer (Friedman-Test: $p<0,0001$; 30°C: 73,15 ms, 33°C: 61,19 ms, 36°C: 54,71 ms), während sich eine tendenzielle Abnahme der Pausendauer mit steigender Temperatur zeigte (Friedman-Test: $p=0,07$).

Sowohl der Onset als auch der Offset blieben über die Temperaturveränderungen konstant (Freiland: ANOVA: $p=0,855$ bzw. ANOVA: $p=0,802$; F1: ANOVA: $p=0,9$ bzw. Friedman-Test: $p=0,115$). Während bei den Freiland-Tieren das Silben-Pausen-Verhältnis keine signifikanten Unterschiede zwischen den getesteten Temperaturen aufwies

(Friedman-Test: $p=0,137$), wobei der Wert bei 33°C mit 3,8 geringer war als bei 30°C und 36°C (beide 4,9 dB), zeigten die Männchen der F1-Gruppe signifikante Unterschiede in diesem Verhältnis. Es änderte sich mit der Temperatur, so dass die Werte bei einer Aufnahmetemperatur von 33°C und 36°C signifikant geringer waren als bei 30°C .

Es gab keine signifikanten Unterschiede in der intraindividuellen Varianz der Gesangsparameter Onset, Offset (beide ANOVA: $p=0,896$; $p=0,21$), Periode, Pausendauer (beide Friedman-Test: $p=0,08$; $p=0,368$) und Silbendauer (ANOVA: $p=0,188$) bei unterschiedlichen Temperaturen in der Freiland-Gruppe. Dies entsprach den Ergebnissen der F1-Männchen.

Das Silben-Pausen-Verhältnis der Freiland-Männchen hatte bei 33°C mit 35,1% eine signifikant niedrigere Varianz als bei 30°C und bei 36°C , wo die mittleren Varianzen 42,7% (Wilcoxon Rangsummentest: $p=0,04$) und 48,8% betrug (Gepaarter t-test: $p=0,017$).

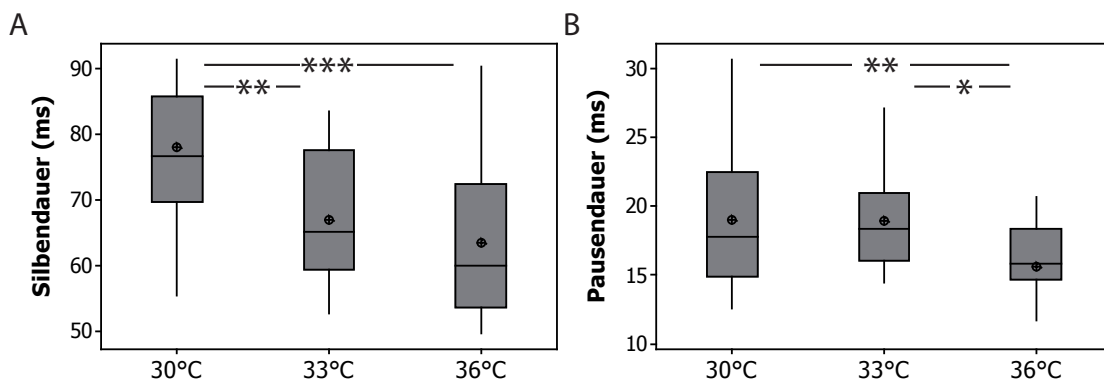


Abbildung 2.7: Temperaturabhängigkeit der Gesangsparameter Silbendauer und Pausendauer bei Freiland-Männchen.

Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Silbendauer (A) und Pausendauer (B) bei 30°C , 33°C und 36°C ; $N=17$

2.4 Diskussion

Untersucht werden sollten die Gesangsparameter der Männchen der Art *Chorthippus biguttulus*. Nach Analyse der Gesänge von Freiland- und F1-Männchen wurden diese miteinander verglichen. Es stellten sich Unterschiede im Onset und im Offset der beiden Gruppen heraus. Die Parameter Silbenanzahl und Onsetvarianz wiesen eine Altersabhängigkeit auf. Stark temperaturabhängig waren die Parameter Periode, Pausen- und Silbendauer.

2.4.1 Die statischen und dynamischen Parameter

Gerhardt (1991) zeigte auf, dass statische Parameter sich relativ wenig von Signal zu Signal eines Männchens unterscheiden, während sich dynamische Charakteristika um bis zu 100% ändern können. Bei Signalen desselben Männchens kategorisierte er alle Parameter mit einem Varianzkoeffizienten von über 10% als dynamisch, alle unter 5%

als statisch. Für interindividuelle Vergleiche wurden alle Parameter mit einem CV unter 11% als statisch, alle über 15% als dynamisch bezeichnet. Es gäbe also eine klare Klassifizierung der Varianzen. Dieses Ergebnis wurde allerdings von Reinhold (2009) angezweifelt, der in seinem Review über dieses Phänomen in keiner anderen Arbeit über akustische Balzgesänge solch eine Bimodalität nachweisen konnte.

Wie erwähnt wurde das Verhältnis von Silben- zu Pausendauer der Arterkennung zugeschrieben. Es sollte also sowohl in dem Gesang eines Männchens als auch interindividuell wenig Variabilität aufweisen.

Die Perioden, Silben- und Pausendauer haben durchschnittliche intra- sowie interindividuelle Varianzen von über 10%, was von Gerhardt als Hinweis auf dynamische Charakteristika gewertet werden würde.

Die Varianz des Silben-Pausen-Verhältnisses ist unerwarteter Weise am größten. Es sollte sowohl in dem Gesang eines Männchens als auch interindividuell wenig Variabilität aufweisen. Nur vier der insgesamt 119 untersuchten Männchen wiesen bei diesem Parameter einen CV-Wert von <10% auf. Bei Betrachtung der interindividuellen Varianz erhält man Werte von etwa 43% für Freilandtiere und F1-Tiere. Es ist denkbar, dass für die Akzeptanz der Weibchen (vergleiche Kapitel 5) nicht die Varianz dieses Parameters wichtig ist, sondern nur, ob der Wert sich zwischen 1 und 5 bewegt (v. Helversen, 1972; v. Helversen und v. Helversen, 1994; v. Helversen et al., 2004).

Die Untersuchungen der Präferenz der Weibchen (Kapitel 5) zeigt auf, dass höhere Onset-Intensität und tiefere Offsets bevorzugt werden, wie es zum Teil auch in der Literatur beschrieben wurde (Balakrishnan und v. Helversen, 2001). Die Intensität des Onsets sowie des Offsets sollte von Männchen zu Männchen also Unterschiede aufweisen. Die interindividuelle Varianz liegt hier bei über 15% für die Varianz des Onsets beider Gruppen und bei etwa 25% für den CV des Offsets. Onset und Offset zeigen intraindividuell mittlere Varianzen von 15% bzw. 26%. Beide werden also als dynamisch angesehen. Dies entspricht den Vorhersagen, dass Onset und Offset dynamische Parameter sind, die der sexuellen Selektion unterliegen.

2.4.2 Der Vergleich der gewonnenen Daten mit Literaturwerten

Vergleicht man die von mir gewonnenen Daten mit Werten aus der Literatur, so erkennt man keine Unterschiede in der Versanzahl pro Gesang (1-5) sowie der Versdauer (2,2 s in meinen Versuchen; 1,2- 4,6 s: v. Helversen (1972); 2,07 s: Gottsberger (2008)). Der erste Vers eines Männchengesangs ist oft länger als die restlichen. Dieser wurde allerdings von mir nicht ausgewertet, da die Mikrofone erst während des Verses ansprangen. Dies kann zu einer Verschiebung zu geringeren Werten geführt haben.

Das Verhältnis von Silbe zu Pause entspricht den Literaturwerten (s.o.). Dies ist ein weiterer Hinweis darauf, dass dieses Verhältnis konstant über verschiedene Populationen ist, wie ich es auch in meinen Studien zeigen konnte (siehe Kapitel 6).

Ähnlich sind ebenfalls die Werte für die Onset- und die Offset-Intensität. Der Onset der Studie von v. Helversen et al. (2004) ergibt Werte von 5,6- 10,7 dB. Die Onsets der Männchen meiner Untersuchungen erreichen Werte zwischen 4,35 und 9,3 dB.

Für Offset-Werte, Störpauisentiefe sowie Onset-Anstiegsdauern finden sich keine Literaturwerte.

Unterschiede lassen sich vor allem zwischen den Literaturwerten und meinen Daten erkennen, wenn man die Silbenanzahl pro Vers, die Silben- und die Pausendauer betrachtet. Die durchschnittliche Silbenanzahl der Männchen entsprach bei meinen Tieren 25, während sie in der Literatur mit 20- 60 (u.a. Faber, 1929) angegeben ist und somit wahrscheinlich einen höheren Mittelwert erreicht. Gottsberger (2008) beschrieb in ihrer Dissertation eine mittlere Silbenanzahl von 32,5.

Die Silben- und die Pausendauer wird bei v. Helversen (1972) mit 74,8 bzw. 19,5 ms und von Gottsberger (2008) wird eine Silbendauer von 60,1 ms angegeben. In meinen Versuchen erhielt ich geringfügig kleinere mittlere Werte von 70,5 und 18,3 ms.

Die Unterschiede in den verschiedenen Parametern zwischen den von mir gewonnenen Daten und den Werte früherer Arbeiten lassen sich auf folgende Faktoren zurückführen.

1. Die Stichprobenanzahl der früheren Studien war häufig relativ gering. So verwendete z.B. v. Helversen (1972) in ihrer Arbeit die Werte, die sie von vier bis fünf Männchen gewonnen hatte.

2. Da auch die Temperatur während der Versuche dieser ektothermen Tiere eine große Rolle für die Gesangsproduktion spielt und viele der Gesangsparameter temperaturabhängig sind (v. Helversen, 1972), lassen sich einige Unterschiede erklären. Die Daten meiner Untersuchungen wurden bei 30°C gewonnen. Die Werte der damaligen Studien von v. Helversen (1972) wurden bei 28°C durchgeführt. Dass dieser abiotische Faktor einen großen Einfluss auf die Werte der Gesangsparameter hat, wurde gezeigt.

3. Das Alter der Versuchstiere kann ebenfalls für gewisse Unterschiede zwischen den Werten der verschiedenen Studien verantwortlich sein. Die von mir verwendeten Männchen wurden zwei bis drei Wochen nach ihrer Adulthäutung aufgenommen. Das Alter der Versuchstiere der früheren Studien ist zum Teil nicht angegeben (v. Helversen, 1972).

4. Wie schon Faber (1929) und Jacobs (1963) fanden, gibt es Unterschiede in einigen Gesangsparametern unterschiedlicher Populationen. So konnte Jacobs zeigen, dass Tiere aus Norddeutschland und Dänemark z.B. kürzere Verse produzieren als Männchen, welche in Süddeutschland gefangen wurden. Auf dieses Phänomen gehe ich in Kapitel 6 ausführlich ein. Hier spielt unter Umständen auch der unter 5. beschriebene Effekt hinein.

5. Lombard (1911) beschrieb den Effekt, dass Menschen in einer lauten Umgebung lauter sprechen als in einer leisen. Dieses Phänomen wurde als Lombard-Effekt bekannt. Es ist weithin bei Säugetieren und Vögeln bekannt und beschrieben (Brumm und Todt, 2004; Brumm und Slabbekoorn, 2005). Die Intensität oder Dauer der akustischen Signale wird der Umgebung angepasst. Singvögel erhöhen zum Beispiel die Amplitude ihrer Gesänge, wenn die Umgebungslautstärke steigt, während Baumfrösche der Art *Hyla chrysoscelis* bei Lärm längere Rufe erzeugen (Love und Bee, 2010). Waren die Tiere während ihrer Haltung, der Aufzucht und/ oder den Versuchen verschiedenen „Lärmpegeln“ ausgesetzt, könnte dies eine Erklärung für die Unterschiede im Gesang der adulten Tiere sein. Da die allgemeine Intensität des Gesangs weder von den vorher erwähnten Studien an *Chorthippus biguttulus* noch bei meinen Versuchen erfasst wurde, beziehe ich mich des weiteren ausschließlich auf die Onset-Intensität. Diese Lautstärke ist bei den untersuchten Tieren von v. Helversen et al. (2004) etwas höher als bei meinen Untersuchungen, was unter Umständen auf eine etwas lautere Umgebung hindeutet. Auch die längere Silbendauer der von v. Helversen (1972) un-

tersuchten Tiere spricht für eine relativ leisere Umwelt während meiner Studien.

6. Wenn man davon ausgeht, dass die Morphologie der Tiere einen Einfluss auf die Ausprägung der Gesangsmerkmale (siehe Kapitel 3 und Kapitel 6) hat, so ist es auch möglich, dass diese Parameter bei den Tieren der verschiedenen Studien unterschiedlich ausgeprägt waren. Hier liegen allerdings keine Literaturwerte früherer Daten vor.

2.4.3 Der Vergleich der Daten von Freiland- und F1-Männchen

Bei dem Vergleich der Daten, die von Männchen aus dem Freiland und aus der Laborpopulation gewonnen wurden, zeigte sich, dass die Männchen der F1-Gruppe signifikant höhere Onsets und tiefere Offsets sowie längere Verse produzierten. Die zeitlichen Parameter Periode, Silbe und Pause und auch das Verhältnis aus Silbe und Pause sind in beiden Gruppen ähnlich. Dies galt auch für die Varianzen der Gesangsparameter.

Es stellt sich die Frage, warum die Intensitäten der Onsets und der Offsets sowie der Versdauer Unterschiede aufweisen.

Die beiden Gruppen waren sowohl in der Phase ihrer Embryonalentwicklung als auch der Nymphenphase unterschiedlichen Bedingungen ausgesetzt. Die genetischen Voraussetzungen werden als ähnlich vorausgesetzt. Ab der Adultphase sind die Umweltbedingungen beider Gruppen wieder identisch.

Betrachtet man die oben genannten Faktoren, die für die Unterschiede zwischen Literaturwerten und meinen Daten verantwortlich sein könnten, so lassen sich von vornherein einige ausschließen, da die Haltungs- und die Versuchsbedingungen beider Gruppen von einem späten Nymphenstadium an identisch waren. Dies deutet darauf hin, dass die Unterschiede durch unterschiedliche Einflüsse während der Nymphenentwicklung zustande kommen. Genetische Unterschiede zwischen den F1- und Freiland-Männchen würde ich ausschließen, da die Eltern beider Gruppen Freilandtiere derselben Population waren und es keinerlei Unterschiede zwischen Freilandmännchen gab, die in verschiedenen Jahren getestet wurden.

So könnte die Temperatur während der Entwicklung einen Einfluss auf die Gesangsproduktion in der Imago haben genauso wie das Nahrungsangebot.

Ebenfalls könnte der Gewöhnungseffekt auf eine lautere Umwelt während der Entwicklung Einfluss haben. Rückschließend auf meine Versuchstiere würde dies bedeuten, dass die Männchen in der Laborpopulation lauterer Umweltbedingungen ausgesetzt waren als die Freilandtiere. Allerdings waren die Männchen aus der Laborgruppe während der Nymphenentwicklung, dem einzigen Stadium ihres Lebens, in dem die Haltung beider Gruppen unterschiedlich war, relativ wenig Lärm ausgesetzt. Bei den Männchen aus dem Freiland wird die Umgebungslautstärke während des Nymphenstadiums wesentlich höher gewesen sein. Hier sind abiotische Faktoren wie Wind, Niederschläge sowie biotische Parameter wie andere akustisch kommunizierende Tiere wie zum Beispiel andere Heuschreckenarten zu nennen. Dieser Effekt gibt uns also keine Erklärungsmöglichkeit für die Unterschiede. Detailliert wird auf die Auswirkungen der Umweltbedingungen während der Nymphenphase in Kapitel 3 eingegangen.

2.4.4 Die Altersabhängigkeit der Gesänge

Wie gezeigt werden konnte, sind die Gesangsparameter, auf die die sexuelle Selektion der Weibchen wirkt (Onset, Offset), über die ersten drei Wochen nach der finalen Häutung konstant. Erst in der 4. Woche werden die Offsets deutlich tiefer. Die Silbenanzahl und damit die Versdauer sind in der ersten Lebenswoche wesentlich geringer als in den späteren Wochen. Die Periodendauer weist Unterschiede zwischen der 2. und der 3. Woche auf. Die Varianz des Onsets wird ab der 2. Woche signifikant geringer.

Wie beschrieben, findet man in vielen Tierarten altersbedingte Änderungen in den Balzsignalen (z.B. Brooks und Kemp, 2001). Neuere Modelle in der Literatur nutzen das Alter eines Männchens als Indikator für genetische Qualität und zeigen, dass Weibchen davon profitieren, ältere Männchen gegenüber jüngeren zu präferieren (Kokko, 1998; Proulx et al., 2002). Die Hypothese besagt, dass Männchen, einfach durch den Umstand ihres Überlebens, Informationen über ihre genetische Qualität in Bezug auf die Lebensfähigkeit bereitstellen. Weibchenentscheidungen sollten sich also in Richtung Präferenz älterer Männchen evolvieren. Es gibt viele empirische Beweise dafür, dass Weibchen bei Wahlversuchen ältere Männchen bevorzugen und jüngere ablehnen (Grant und Grant, 1987; Zuk, 1988; Côté und Hunte, 1989; Enstrom, 1993). Andere theoretische Modelle (Hansen und Price, 1995; Kokko, 2001) und einige Feldstudien weisen dagegen auf eine Weibchenpräferenz für junge Männchen hin (Ritchie et al., 1995; Jones et al., 2000). Diese Unterschiede in der Selektion können zum Teil durch das Paarungssystem und die life-history der verschiedenen Arten erklärt werden. Wenn ein direkter Gewinn bei der Paarung vorkommt, profitieren Weibchen von der Auswahl junger Partner. Dies postulierte Vahed (1998) für Insekten mit Brautgeschenken, wobei es gegenläufige Ergebnisse für die Art *Poecilimon zimmeri*, einer Laubheuschrecke, gibt. Lehmann und Lehmann (2009) zeigten, dass ältere Männchen größere Spermatophoren als Brautgeschenke während der Paarung zur Verfügung stellen. In Arten, in denen indirekte genetische Vorteile die wichtigsten Fitness-Parameter sind, könnten Weibchen ältere Männchen vorziehen.

Bei Dornzikaden (*Umbonia crassicornis*) konnte eine Altersabhängigkeit der Gesänge festgestellt werden, die jedoch von den Weibchen in direkten Wahlversuchen ignoriert wird (De Luca und Cocroft, 2009). Trotzdem wurde im Freiland beobachtet, dass sich Weibchen häufiger mit älteren als mit jüngeren Männchen paarten, wenn beide Gruppen zur Verfügung standen (De Luca und Cocroft, 2008). Ob dies nun ein Ergebnis von Weibchen-Wahl oder Männchen-Männchen-Interaktion ist, ist bis heute unklar. Nur in vier Studien konnte belegt werden, dass Weibchen eine klare Präferenz für ein bestimmtes Alter ihrer Paarungspartner zeigen. Dies ist zum Beispiel der Fall bei der Vogelart *Molothrus ater* (Braunkopf-Kuhstärling: O’Loghlen und Rothstein 2003) und in Insekten wie der Laubheuschrecke *Ephippiger ephippiger*, der Grille *Teleogryllus commodus* und dem Schmetterling *Eurema hecabe* (Ritchie et al., 1995; Hunt et al., 2004; Kemp, 2008).

Simmons und Zuk (1992) zeigten, dass ältere Männchen der Art *Gryllus bimaculatus* eine höhere Variabilität der Silben aufweisen als jüngere. Und Studien an den Grillen *Gryllus integer* zeigten eine Asymmetrie in der Gesangsproduktion im Lebenslauf der Männchen auf. Männchen in einem mittleren Alter singen signifikant häufi-

ger als Männchen, die sehr jung oder sehr alt sind (Bertram, 2000). *Gryllus campestris*-Männchen zeigen altersbedingte Änderungen in der Trägerfrequenz (Jacot et al., 2007).

Wenn man die Gesangsproduktion der Art *Chorthippus biguttulus* betrachtet, ist es leicht vorstellbar, dass solch komplexe Signale den Veränderungen des neuronalen wie muskulären Systems während der Entwicklung unterliegen (Elias et al., 2006). Elsner und v. Helversen (1976) zeigten die altersbedingte Änderungen der Stridulationsmuster bei Feldheuschrecken (*Ch. mollis*). Allerdings beziehen sich diese Untersuchungen auf Tiere, die noch 2-3 Monate nach der Adulthäutung lebten und untersucht wurden. Die Bewegung der Hinterbeine der Versuchstiere dieses Alters zeigten einfachere, identische Muster, was nicht den üblichen Bewegungen der Tiere während der Gesangsproduktion entspricht (siehe Kapitel 3). Dieses Alter erreichten unsere Versuchstiere in keinem Fall.

Bei meinen Versuchstieren war der Unterschied in der Silbenanzahl und damit der Verlänge zwischen der ersten und den späteren Lebenswochen am auffälligsten. Da die postulierte Mindestverlänge (v. Helversen, 1972), die von den Weibchen akzeptiert wird, immer überschritten wird, ist ein Effekt dieses Parameters unklar. Die Gesänge sind ansonsten, bis auf den Offset der 4. Woche, der von Weibchen nach bisherigen Ergebnissen bevorzugt werden sollte (v. Helversen, 1972), relativ konstant. Daher ist das Alter schwer anhand der Gesangsparameter der Männchen zu eruieren. Die Produktion eines tieferen Offsets könnte durch die Altersabhängigkeit der Mustergenerierung zustande kommen (Elsner und v. Helversen, 1976).

2.4.5 Die Temperaturabhängigkeit der Gesänge

Wie auch schon von Bauer und v. Helversen (1987) und v. Helversen (1972) festgestellt werden konnte, ist vor allem die innere Versstruktur des Gesanges (Silben und Pausen) stark temperaturabhängig. Die zeitlichen Parameter der Männchengesänge von *Ch. biguttulus*, Silben- und Pausendauer, werden mit zunehmender Temperatur kürzer, was sich auf die Periode auswirkt. Die verkürzte Silbendauer kommt zum Einen durch die Verkürzung der Pulse zustande. Zum Anderen werden weniger Pulse pro Silbe produziert.

Dass das Silben-Pausen-Verhältnis konstant bleibt, ist wiederum ein Hinweis auf die Funktion dieses Parameters als Indiz auf die Artzugehörigkeit der Gesänge.

v. Helversen (1972) konnte ebenfalls einen Unterschied zwischen den produzierten Onsets der Silben bei verschiedenen Temperaturen feststellen. Der Onset erhöhte sich bei ihren Versuchstieren mit steigender Temperatur. Dieser Effekt war bei meinen Tieren nicht festzustellen. Auch bei *Ch. parallelus* und *Ch. montanus* konnte eine Temperaturabhängigkeit der Gesänge festgestellt werden (v. Helversen und v. Helversen, 1981) ebenso wie bei *Omocestus viridulus* (Skovmand und Pedersen, 1983). Und auch die Geräuschrezeption muss sich den Temperaturbedingungen anpassen, um eine adäquate Antwort zu garantieren (Gerhardt, 1978). Dies konnte von v. Helversen und v. Helversen (1981) und Bauer und v. Helversen (1987) für Heuschrecken nachgewiesen werden.

All diese Effekte werden durch den Einfluss der Temperatur auf die Physiologie des Tieres ausgelöst. So verändern sich Reaktionsgeschwindigkeiten chemischer Prozesse (Sanborn, 2006), Muskelgeschwindigkeiten und anderes.

2.4.6 Der Vergleich des Männchengesangs der Art *Chorthippus biguttulus* mit denen anderer sympatrisch vorkommender Schwesternarten

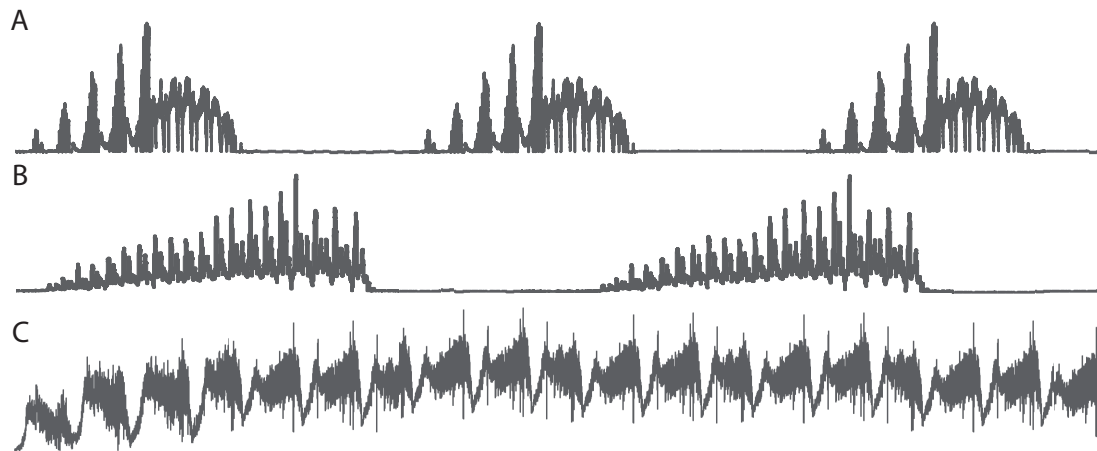


Abbildung 2.8: Die Gesänge Gomphoceriner Heuschrecken.

Dargestellt sind die Umhüllenden der Gesänge je eines Männchens der Art *Chorthippus dorsatus* (A), *Ch. biguttulus* (B) und *Ch. mollis* (C), aufgetragen wurde jeweils die Amplitude gegen 20 Sekunden des Gesangs

Mehrere Arten der *Chorthippus*-Gruppe kommen im natürlichen Habitat gemeinsam vor. Dies gilt vor allem für die Arten *Chorthippus biguttulus*, *Ch. mollis* (Charpentier, 1825), *Ch. parallelus* (Zetterstedt, 1821), *Ch. dorsatus* (Zetterstedt, 1821) und *Ch. brunneus* (Thunberg, 1815). Um Hybridisierungen zu vermeiden, sind die akustischen Kriterien, die für die Partnerwahl von nah verwandten und nah beieinander lebenden Spezies relevant sind, häufig stark unterschiedlich (Gerhardt und Huber, 2002). Da die Frequenz der Gesänge dieser Arten bei den Männchen ähnlich ist, werden andere, zeitliche Parameter eine größere Rolle spielen.

An dem Standort in Göttingen, an dem die hier beschriebenen Tiere der Art *Chorthippus biguttulus* gefangen wurden, fanden sich zudem *Ch. mollis* und *Ch. dorsatus*. Deshalb werde ich des weiteren ausschließlich auf diese Arten eingehen.

Die Männchen der Art *Ch. dorsatus* (Wiesengrashüpfer) weisen einen ähnlichen Gesang wie die *Ch. biguttulus*-Männchen auf (siehe Abbildung 2.8), es unterschieden sich lediglich die Verslängen, was durch eine geringere Silbenanzahl bei *Ch. dorsatus* (5 Silben in Puls-Phase, Bellmann 1985) bedingt ist. In der ersten Hälfte des Gesangs finden sich fünf Silben mit Pulsmuster (4-5 Pulse), im zweiten Teil ein drei- bis vierteiliger Schwirrlautanteil.

Der Verkannte Grashüpfer (*Ch. mollis*) produziert einen Gesang, der aus einem etwa 20 Sekunden andauernden, deutlich in der Intensität ansteigenden Vers, besteht. Dieser enthält etwa 50- 60 Einzellaute und zwei Komponenten, die als Schwirr- und Stoßlaut bezeichnet werden (Bellmann, 1985).

Auffallend sind die Unterschiede in der Dauer der Verse aller drei Arten. Wie bereits beschrieben, gilt vor allem das Silben-Pausen-Verhältnis für die Unterscheidbarkeit der Spezies für die Weibchen als relevant. Dieses beträgt bei *Chorthippus biguttulus* 1-5, bei *Ch. mollis* 1 und bei *Ch. dorsatus* weniger als 1 (eigene Beobachtungen). Diese Unterschiede wären für die Weibchen detektierbar und könnten zur Ablehnung art-

2 Die Männchengesänge der Art *Chorthippus biguttulus*

fremder Männchen führen, was eine Hybridisierung verhindern würde (Gottsberger und Mayer, 2007). Trotz großer Varianz ist dieser Parameter als statisch anzusehen. Das Phänomen der Hybridisierung wird in Kapitel 5 ausführlicher behandelt.

3 Die Morphologie und der zentrale Mustergenerator der Männchen

3.1 Einleitung

Größe und Masse sind wichtige Kriterien, da sie stark mit der Fitness korrelieren. Sie beeinflussen indirekt oder direkt fast alle anderen physiologischen Faktoren. Morphologische Merkmale werden weithin genutzt, um selektive Variationen zu untersuchen und stehen im Fokus evolutionärer Studien (zusammengefasst in Whitman, 2008). Bei einigen Orthopteren wie Grillen und Laubheuschrecken zeigen die Gesangsparameter eine Relation zu der Körpergröße. Generell produzieren größere Männchen Gesangsmerkmale, die von den Weibchen bevorzugt werden (Forrest, 1983; Simmons, 1988b; Tuckerman et al., 1993; Brooks und Kemp, 2001; Simmons und Ritchie, 1996).

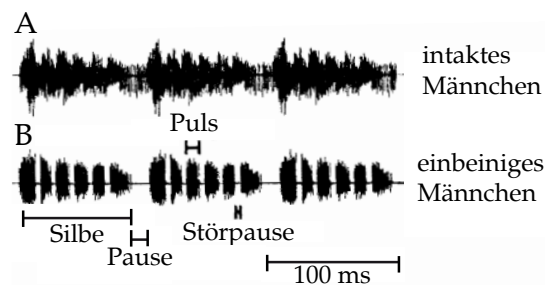


Abbildung 3.1: Die schematische Darstellung der Gesänge der Art *Chorthippus biguttulus*.

Dargestellt sind die Umhüllende dreier Silben eines intakten (A) und eines einbeinigen Männchen (B), nach Ronacher und Krahe (1998)

Wie erwähnt ist auch das Nervensystem an der Gesangsproduktion beteiligt. Durch vorherige Studien weiß man, dass ein zentraler Mustergenerator (central pattern generator, CPG) für die rhythmischen Hinterbeinbewegungen während der Lauterzeugung bei Feldheuschrecken zuständig ist (Elsner, 1974; Ronacher, 1989; Hedwig, 2006). Dieser CGP kommt paarig im Thorakalganglion, einer Anhäufung von Nervenzellkörpern im Brustbereich der Tiere, vor. Über Motoneurone werden die Muskelzellen kontrolliert. Elsner (1974) und v. Helversen und Elsner (1977) zeigten, dass die beiden Hinterbeine verschiedene Muster ausführen, die gegeneinander phasenverschoben sind. Ein Bein (Führungsbein) führt mit dem Muster I die Bewegung an, führt schnelle Auf- und Abwärtsbewegungen durch, bei deren Umkehrpunkt eine Pause entsteht. Das Folgebein führt das Muster II durch, macht die Bewegungen etwas später als das Führungsbein, füllt damit die Pausen des Muster I und zeigt insgesamt eine etwas geringere Amplitude. Bewegt ein Männchen seine Beine mit einer hohen Phasenverschiebung gegeneinander, so entstehen weniger und/ oder kürzere Pulsphasen. Die Rolle der

beiden Beine kann während eines Gesangs wechseln. Da die Weibchen Gesänge mit zu großen Pulspausen ablehnen (v. Helversen, 1979; Ronacher und Stumpner, 1988; Kriegbaum, 1989), ist dies ein wichtiger Parameter der Partnerwahl.

Bei Autotomie oder anderweitigem Verlust eines Beines behält das verbliebene Bein wie in Abbildung 3.1 ein klares Muster (Muster I) mit Lücken (v. Helversen und Elsner, 1977).

Nachdem die Gesangsparameter der *Chorthippus biguttulus*-Männchen näher erläutert worden sind, möchte ich nun darauf eingehen, welche Faktoren für die Produktion der einzelnen Gesangsmerkmale relevant sind. An der Gesangserzeugung sind morphologische Strukturen und das Nervensystem beteiligt. Kann man auch von den Gesangsparametern auf die Morphologie und das Nervensystem bzw. vice versa Rückschlüsse ziehen?

3.2 Material und Methoden

3.2.1 Die Aufnahme der Morphologieparameter der Männchen

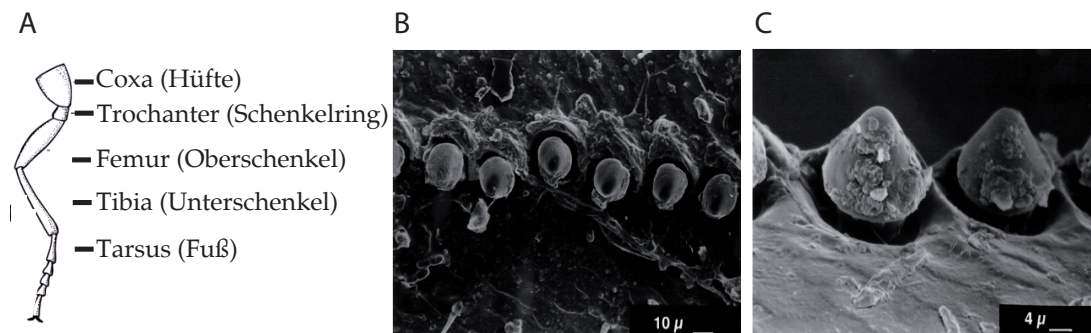


Abbildung 3.2: Der schematische Aufbau eines Insektenbeins mit Notationen sowie die Zähne auf der Stridulationsleiste.

Dargestellt sind ein gesamtes Bein (A) und die Zähne auf der Stridulationsleiste von *Chorthippus biguttulus* in Aufsicht (B) und Seitenansicht (C), nach v. Helversen und v. Helversen (1997)

Um die Morphologieparameter aufzunehmen, wurden die toten Tiere, die zuvor in Alkohol (70% Ethanol) aufbewahrt worden waren, bei Raumtemperatur für drei Tage getrocknet, so dass ihr Trockengewicht bestimmt werden konnte.

Es wurden folgende Parameter des rechten Hinterbeins aufgenommen: Femurlänge, Femurbreite, Femurgewicht, Gesamtbeingewicht, Zahnreihenlänge und Anzahl der Zähne auf der Zahnreihe. Aus der Zahnreihenlänge und der Zahnanzahl errechnete ich die Zahndichte (Zähne/mm). Zusätzlich wurde die Kopfkapselbreite und die Thoraxbreite der Tiere vermessen. Es wurde darauf verzichtet, das Gesamtkörpergewicht aufzunehmen, da sich dieses bei Nahrungsaufnahme für beide Geschlechter und durch den Eiablagezyklus bei den Weibchen stark verändern kann, während die oben erwähnten Parameter nach der Adulthäutung relativ konstant bleiben (Wall und Begon, 1987). Es konnte auch gezeigt werden, dass die Femurlänge der Männchen eine lineare Abhängigkeit zur Körpermasse aufweist (De Bano, 2008).

Die Daten wurden mithilfe einer Feinwaage (ALT 100- 5AM, Kern & Son GmbH, Balingen, Deutschland) bzw. eines Digital-Mess-Schiebers (L826.1, Carl Roth GmbH + Co, Karlsruhe, Deutschland) erhoben. Sämtliche Parameter wurden dreimal aufgenommen und die Ergebnisse gemittelt. Mit diesen Werten wurde weiter verfahren. Die Varianz dieser Messungen betrug nie mehr als 10%.

Um die Parameterzahl der morphologischen Merkmale zu reduzieren, wurde eine Hauptkomponentenanalysen (siehe Kapitel 2.2.2) durchgeführt.

3.2.2 Die Untersuchung der Abhängigkeiten der Morphologie und des Gesangs von der Entwicklungszeit als Nymphe

Zwanzig Männchen aus der F1-Population, wurden nach ihrem Schlupf (alle am selben Tag nach identischer Embryonalentwicklungszeit) so gehältert, dass der Termin ihrer Adulthäutung genau bestimmt wurde und so die Dauer des postembryonalen Stadiums exakt aufgenommen werden konnten. Zwei Wochen nach der finalen Häutung wurden die Gesänge dieser Männchen aufgenommen und analysiert. Die Tiere wurden nach ihrem Tod vermessen. Die Dauer der Entwicklungszeit wurde mit den Gesangs- und Morphologieparametern korreliert (siehe Kapitel 2.2.2), dafür wurden die Männchengesänge zwei Wochen nach der Adulthäutung aufgenommen und ausgewertet (siehe Kapitel 2).

3.2.3 Die Aufnahme der Phasenverschiebung der Hinterbeinbewegung der Männchen während des Gesangs

Die Beinbewegungen von 25 Männchen wurden während ihres Gesangs gleichzeitig mit dem Ton aufgenommen. Der Aufbau der Versuchsanordnung glich der in v. Helversen und Elsner (1977) beschriebenen.

In einem Raum mit reflektionsdämmendem Schaumstoff mit pyramidalen Oberflächenstruktur wurden die Aufnahmen durchgeführt. Den Tieren wurde auf das Gelenk zwischen Femur und Tibia ein quadratisches Stück Reflektorfolie ("Scotchlite" Brand Reflective Sheeting, Typ "High Gain" No. 7610, 3M Company, Neuss, Deutschland) mit einer Fläche von etwa 9 mm² aufgeklebt. Traf Licht auf diese spezielle Folie, entspricht der Ausfallswinkel dem Einfallswinkel (v. Helversen und Elsner, 1977).

Wenn die Bewegungen der Männchen nach dieser Prozedur normal erschienen und den Tieren auch weiterhin der Gesang möglich war, wurden die Versuche begonnen.

Die Männchen wurden auf eine drehbare auf 30°C aufgewärmte Scheibe (FOX1004, Mushroom Research Centre MRCA GmbH, Innsbruck, Österreich) gesetzt und konnten sich frei bewegen. Mit einer 11W/240V- Glühbirne wurden die Tiere beleuchtet.

Links und rechts der Platte wurde je eine Kamera (siehe Abb. 3.3) platziert. An der Kamera (siehe Abb. 3.3) wurde eine koaxiale 50W DC-Lichtquelle im infraroten Wellenbereich angebracht, deren Strahl durch einen im Winkel von 45° angebrachten Spiegel um 90° auf das Objektiv der Kamera abgelenkt wurde. Vor dem Objektiv befand sich ein weiterer halbdurchlässiger Spiegel (50:50). Das von der Folie reflektierte Licht wurde auf dem gleichen Weg zurückreflektiert und von einem Schottky-Barrier Photodetektor PIN-SC/10 (United Detector Technology, Santa Monica, USA) auf der anderen Seite des Objektivs detektiert. Die beiden Kameras wurden sich nicht exakt gegenüber gestellt, so dass sie sich nicht gegenseitig mit ihrem Licht stören konnten. Die Daten

3 Die Morphologie und der zentrale Mustergenerator der Männchen

des Photodetektors wurden über einen Verstärker mit dem Computer verbunden. Die Aufnahme der Beinbewegung wurde mit dem Programm Lemo Rec (LabView, National Instruments, USA, programmiert von W. Schulze) durchgeführt und gespeichert.

Der Gesang wurde mit einem Free Field Microphone Typ 40 AC (G.R.A.S. Sound & Vibration A/S, Holte, Dänemark) aufgenommen und mit einem Verstärker (G.R.A.S. Power Module, Typ 12 AK, Sound & Vibration A/S, Holte, Dänemark) verstärkt, durch einen Filter (Kemo Electronic GmbH, Langen, Deutschland) in einen Computer geleitet und über eine Wankerkarte digitalisiert. Die gefilterte Frequenz lag zwischen 5 und 40 kHz. Der aufgenommene Ton half dabei, die späteren Bilder zu untersuchen, indem man die Anfangs- und Endpunkte einer Silbe an der Tonspur rekonstruieren konnte.

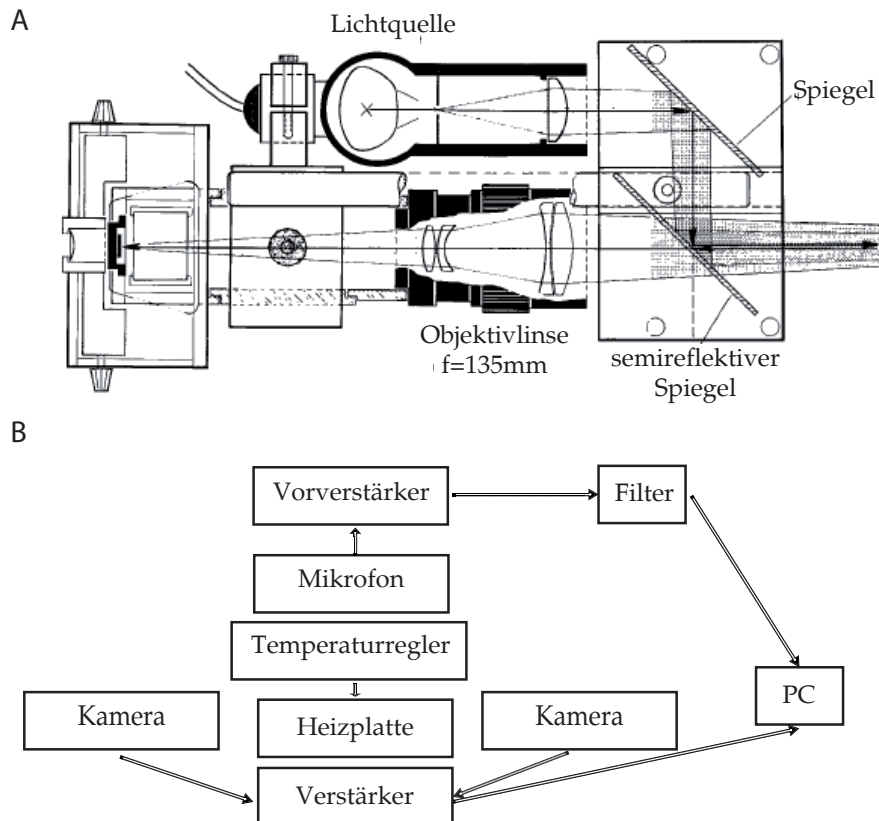


Abbildung 3.3: Der Aufbau der Kamera und der Versuchsaapparatur.

Dargestellt sind die verwendeten Kamera (A) (nach v. Helversen und Elsner, 1977), und der schematische Versuchsaufbau (B)

Die Bilder für die nachfolgende Auswertung wurden mit dem Programm Turbo-lab 4.0 (Stemmer software) und einer hierfür mit Hilfe von LabView (National Instruments, USA) erstellten Programm (von W. Schulze) hergestellt. Mithilfe der erhaltenen Bilder wurde die Phasenverschiebung (nach Gottsberger, 2008) mit der Formel

$$\text{Phasenverschiebung} = D1 * \frac{360^\circ}{D2}$$

berechnet (siehe Abb. 3.4). Um die benötigten Strecken zu messen, wurde Photoshop

CS5 (Adobe, USA) verwendet. Es wurde die Zeit zwischen dem höchsten Punkt (Onset) des Führungsbeins und des Folgebeins berechnet (D1). D2 gibt die Dauer zwischen zwei Onsets desselben (Führungs-) Beins an (Periode).

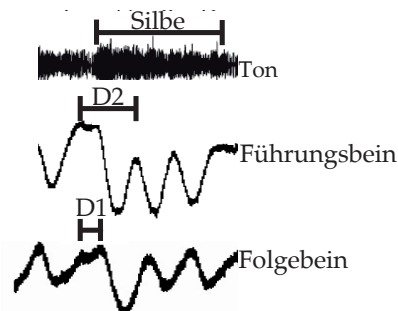


Abbildung 3.4: Ein Männchengesang mit Beinbewegungen und Ton.

Dargestellt sind die Amplitude beider Hinterbeinbewegungen, darüber das Oszillogramm des Gesangs

3.2.4 Die Untersuchung auf Abhängigkeiten zwischen der Phasenverschiebung und den Gesangs- und Morphologieparametern der Männchen

Alle Männchen, deren Hinterbeine in der oben beschriebenen Versuchsanordnung aufgenommen worden sind, wurden auch hinsichtlich ihres Gesangs und ihrer Morphologie untersucht.

Um auf Abhängigkeiten zwischen den Werten der Phasenverschiebung der Hinterbeine während des Gesangs und den Gesangsmerkmalen und den Morphologieparametern zu testen, wurden die Daten miteinander korreliert. Je nachdem, ob beide Gruppen normalverteilt waren, wurde eine Pearson-Korrelation oder, bei mindestens einer nichtnormalverteilten Gruppe, eine Spearman-Korrelation durchgeführt.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Die Werte der Morphologieparameter der Männchen

Bei den Männchen aus dem Freiland konnte man mittlere Femurlängen von $8,97 \pm 0,69$ mm und Femurbreiten von $1,94 \pm 0,16$ mm messen. Die rechten Hinterbeine der Tiere wogen durchschnittlich $8,79 \pm 1,07$ mg, wobei davon $7,63 \pm 1,11$ mg auf den Femur fielen. Die Thoraces waren im Mittel $2,41 \pm 0,24$ mm breit, die Kopfkapseln waren mit $2,22 \pm 0,21$ mm Breite etwas schmaler und die Zahnreihenlänge betrug bei einer Zahnanzahl von 73 ± 3 im Mittel $3,14 \pm 0,11$ mm woraus sich eine mittlere Zahndichte von $23,25 \pm 1,38$ Zähnen/mm ergab (siehe Abbildung 3.5).

Eine Hauptkomponentenanalyse aller aufgenommenen morphologischen Parameter ergab, dass 70% der Varianz von drei Hauptkomponenten erklärt werden können (vergl. Tabelle 3.1). Der Anteil an der Gesamtvarianz der einzelnen Gruppen ist jeweils relativ gering. Die erste Hauptkomponente wies eine Varianz (einen Eigenwert) von 2,7 auf und stellt 30,3% der Gesamtvarianz dar.

3 Die Morphologie und der zentrale Mustergenerator der Männchen

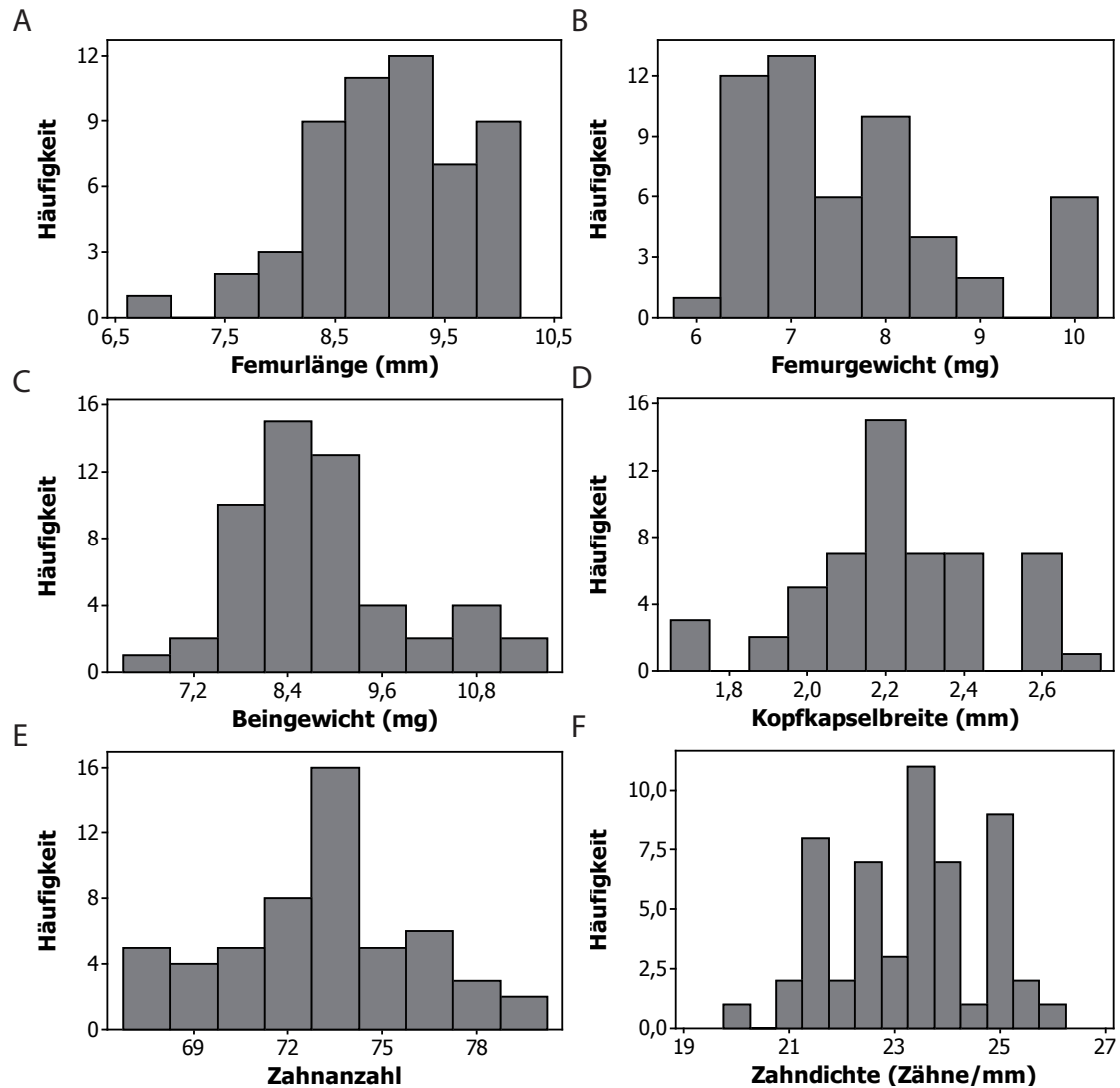


Abbildung 3.5: Die Werte einiger Morphologieparameter der Freiland-Männchen. Dargestellt sind die Häufigkeitsverteilungen der Parameter Femurlänge (A), Femurgewicht (B), Beingewicht (C), Kopfkapselbreite (D), Zahnanzahl (E), sowie Zahndichte (F); N=54

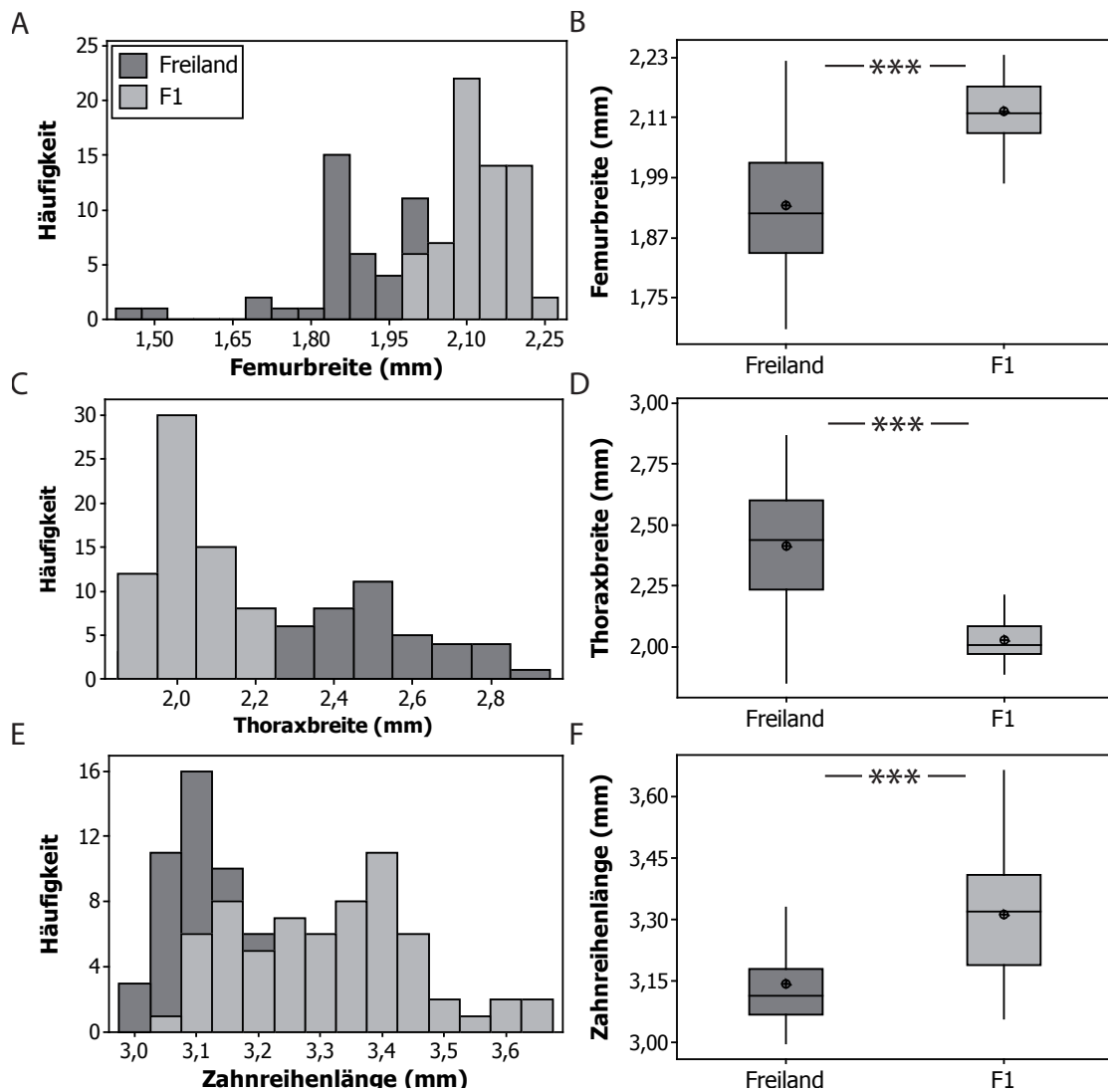


Abbildung 3.6: Der Vergleich verschiedener Morphologieparameter der Freiland- und F1-Männchen.

Dargestellt sind Häufigkeitsverteilungen (A, C, E) und Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer (B, D, F) der Parameter Femurbreite (A+B), Thoraxbreite (C+D) sowie Zahnreihenlänge (E+F); N=54 Freiland- (dunkelgrau) und 65 F1-Männchen (grau)

3 Die Morphologie und der zentrale Mustergenerator der Männchen

Dieser erste Faktor konnte als Effekt der Femurlänge, des -gewichts, der Zahnreihenlänge und der negativen Zahndichte betrachtet werden, da die Koeffizienten dieser Terme nicht nahe Null waren. Der zweite Hauptfaktor hatte eine Varianz von 2,2 und stellte 24% der Variabilität in den Daten dar. Diese Komponente konnte zu einem gewissen Grad als Abhängigkeit des Femurgewichts und des Beingewichts sowie der Thoraxbreite und der Zahnanzahl betrachtet werden. Alle diese Parameter wiesen das gleiche Vorzeichen auf und waren nicht nahe Null. Zusammen stellten die ersten zwei bzw. die ersten drei Hauptkomponenten 54,3% bzw. 69% der Gesamtstreuung dar. Daher konnten die meisten Daten in drei oder vier zugrunde liegenden Dimensionen zusammengefasst werden. Da alle Parameter in den Hauptkomponenten mit einem relativ hohen Koeffizienten vertreten sind, war eine Reduzierung der Parameter nicht möglich.

Tabelle 3.1: Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Morphologieparameter der Freiland-Männchen.

N=54

Eigenwert	2,7245	2,1625	1,3263
Anteil	0,303	0,240	0,147
Kumulativ	0,303	0,543	0,690
Variable	Faktor1	Faktor2	Faktor3
Femurlänge (mm)	0,386	-0,018	-0,043
Femurbreite (mm)	0,268	0,259	0,302
Femurgewicht (mg)	0,414	0,381	0,253
Beingewicht (mg)	0,438	0,322	0,206
Thoraxbreite (mm)	0,077	0,357	-0,549
Kopfkapselbreite (mm)	0,140	0,156	-0,616
Zahnreihenlänge (mm)	0,394	-0,206	-0,314
Zahnanzahl	-0,258	0,507	-0,113
Zähne/mm	-0,411	0,483	0,089

Sämtliche Gesangsparameter und deren intraindividuelle Varianzen sind voneinander unabhängige Merkmale.

Wenn man die Morphologieparameter auf eventuelle Abhängigkeiten untersuchte, ließ sich erkennen, dass die Zahnanzahl und die Zahndichte abhängige Parameter bei den Freiland-Tieren waren (Spearman: $r=0,797$, $p<0,0001$). Da sich die Zahndichte aus den Werten der Zahnanzahl berechnete, stieg der Wert mit zunehmender Zahnanzahl auf der Zahnleiste an.

Weitere Abhängigkeit zeigten sich zwischen Beingewicht und Femurgewicht (Pearson: $r=0,918$, $p<0,0001$) sowie zwischen der Breite des Thoraces und Kopfkapselbreite (Spearman: $r=0,29$, $p=0,033$) und Femurlänge und -breite (Spearman: $r=0,347$, $p=0,01$).

Die Männchen der F1-Gruppe hatten tendenziell kürzere (Mann-Whitney: $p=0,085$) und signifikant breitere Femora (Mann-Whitney: $p<0,0001$).

Die F1-Männchen hatten längere Zahnreihen (Mann-Whitney: $p<0,0001$), eine geringere Anzahl von Zähnen auf der Schrilleiste (Mann-Whitney: $p=0,003$) und weniger Zähne/mm (Ungepaarter t-test: $p<0,0001$) als die Freiland-Männchen, wie man der Abbildung 3.6 entnehmen kann. Das Gewicht des Hinterbeins insgesamt und des Femurs separat betrachtet ergab keine Unterschiede zwischen den Gruppen (Mann-Whitney: $p=0,288$; Mann-Whitney: $p=0,345$).

In der Laborpopulation findet man signifikant geringere Kopfkapsel- und Thoracesbreiten (Mann-Whitney; je $p < 0,0001$; alle Daten befinden sich in Tabelle 11 im Anhang).

3.3.2 Die Abhängigkeiten der Gesangs- sowie der Morphologieparametern von der Entwicklungszeit der Männchen

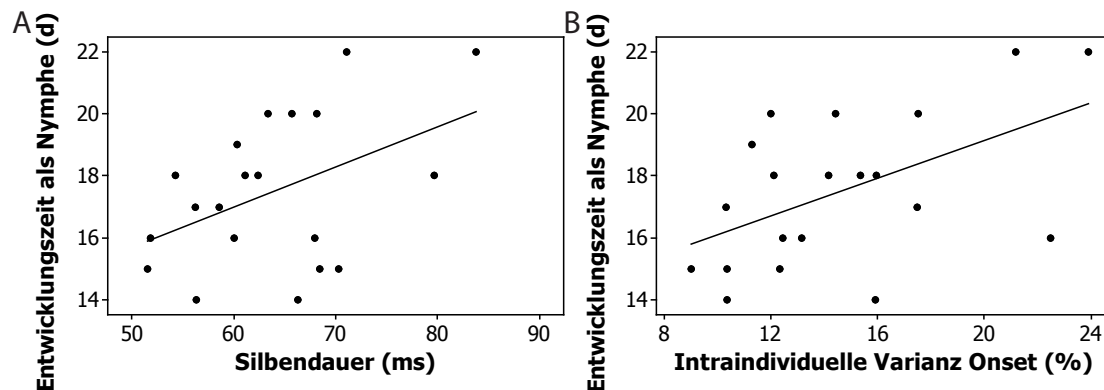


Abbildung 3.7: Die Korrelation der Entwicklungszeit mit den Gesangsparametern der F1-Männchen.

Dargestellt ist die Entwicklungszeit in Tagen gegen die produzierte Silbendauer in den Gesängen (Pearson: $r=0,553$, $p=0,011$; A) und der intraindividuellen Onsetvarianz (Pearson: $r=0,52$, $p=0,019$; B) der produzierten Gesänge (aufgenommen bei 30°C) der adulten Männchen mit jeweiliger Regressionsgerade; $N=20$

Die Entwicklungszeit der hier berücksichtigten Männchen betrug 14- 22 Tage (Mittel 17,5). Die Silbendauer der Gesänge zeigte eine signifikante Korrelation mit der Entwicklungszeit (Pearson: $r=0,45$, $p=0,046$, Abb. 3.7 A). Auch die maximalen Störpausen zeigen eine signifikante Korrelation. Je kürzer die Entwicklungszeit der Männchen war, desto größer sind die Werte der Störpausen (Pearson: $r=-0,443$, $p=0,05$). Signifikante positive Korrelationen fanden sich ebenfalls zwischen der Entwicklungszeit der Männchen und der Varianz des von ihnen als adulte Tiere produzierten Onset (Pearson: $r=0,52$; $p=0,019$, siehe Abbildung 3.7 B) und der Pausendauer-Varianz (Pearson: $r=0,603$, $p=0,005$). Es ließ sich eine tendenzielle positive Abhängigkeit mit dem CV des Silben-Pausen-Verhältnisses zeigen (Pearson: $r=0,43$, $p=0,054$). Es ließen sich keinerlei Abhängigkeiten zwischen der Entwicklungszeit und den Morphologieparametern der adulten Männchen feststellen (siehe Tabelle im Anhang). Tendenziell wiesen Männchen, bei denen eine längere Entwicklungszeit beobachtet werden konnte, leichtere Hinterbeine auf (Spearman: $r=-0,389$, $p=0,090$).

3.3.3 Die Abhängigkeiten zwischen den Morphologieparametern und den Gesangsmerkmalen der Männchen

Bei den Freiland-Tieren korrelierte der Onset positiv mit der Femurlänge (Pearson: $r=0,307$, $p=0,024$), dem Femurgewicht (Spearman: $r=0,546$, $p<0,0001$) und dem Beingewicht (Spearman: $r=0,585$, $p<0,0001$, siehe schematisch in Abbildung 3.8). Es wurden also die Onsets im Gesang akzentuierter, je länger und schwerer der Femur bzw. das

gesamte Bein war. Je kürzer die Zahnreihe auf dem Femur der Männchens, desto geringer war der ermittelte Wert für den Onset (Spearman: $r=0,337$, $p=0,013$). Die Versdauer wies eine positive Abhängigkeit mit der Femurbreite (Pearson: $r=0,769$, $p=0,009$) auf und die Dauer der Rampe (Abschnitt A des Verses, siehe Abbildung 2.1) war positiv mit dem Gewicht des Femurs korreliert (Pearson: $r=0,674$, $p=0,033$).

Wie bei den Freiland-Männchen korrelierte auch bei den F1-Tieren der Onset positiv mit der Femurlänge (Spearman: $r=0,327$, $p=0,007$), dem Femurgewicht (Spearman: $r=0,244$, $p=0,045$) sowie dem Beingewicht (Spearman: $r=0,307$, $p=0,011$). Bei den F1-Tieren fand sich zudem eine positive Abhängigkeit zwischen dem Onset und der Femurbreite (Pearson: $r=0,363$, $p=0,002$) sowie der Thoraxbreite (Spearman: $r=0,671$, $p<0,0001$). Je breiter die Femora, desto länger waren die Pausen (Pearson: $r=0,388$, $p=0,001$) zwischen den Silben und desto kleiner waren die Silben-Pausen-Verhältnisse (Spearman: $r=-0,4380$, $p=0,0002$), die von den F1-Männchen produziert wurden.

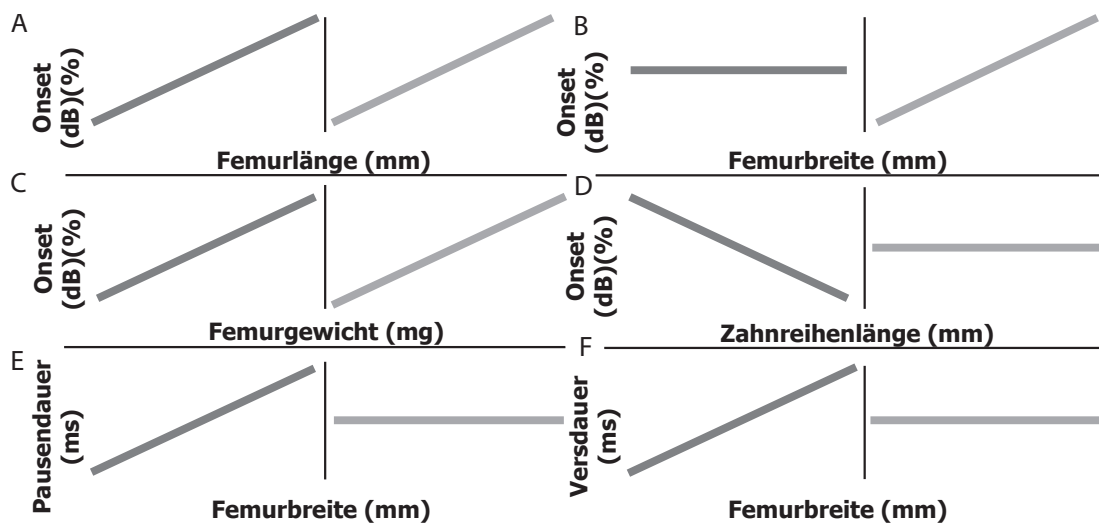


Abbildung 3.8: Die Abhängigkeit einiger Gesangsparameter der Freiland- und der F1-Männchen von ausgewählten Morphologiemerkmalen.

Dargestellt sind Korrelationen (45° : positiv, -45° : negativ, 0° : n.s.) zwischen dem Gesangsmerkmal Onset und der Femurlänge (A), der Femurbreite (B), dem Femurgewicht (C), der Zahnreihenlänge (D), zwischen der Pausendauer und der Femurbreite (E) sowie der Versdauer und der Femurbreite (F) für die Göttinger Freiland- (dunkelgrau, $N=54$) und den F1-Männchen (hellgrau, $N=65$)

3.3.4 Die Phasenverschiebung und ihre Abhängigkeiten von Gesangs- und Morphologiemerkmalen

Die mittlere Phasenverschiebung der Hinterbeine lag bei $91,6^\circ$ mit einer Standardabweichung von $15,8^\circ$, wobei ein Minimalwert von $63,9$ und ein Maximalwert von $125,2^\circ$ erreicht wurde.

Die Werte der Phasenverschiebung der Hinterbeine der singenden Männchen zeigten eine signifikante negative Korrelation mit der maximalen Störpausentiefe (Pearson: $r=-0,464$, $p=0,034$). Keinerlei anderen signifikante oder tendenzielle Abhängigkeiten mit einem der untersuchten Gesangsparameter oder einer Varianz derselben wurde

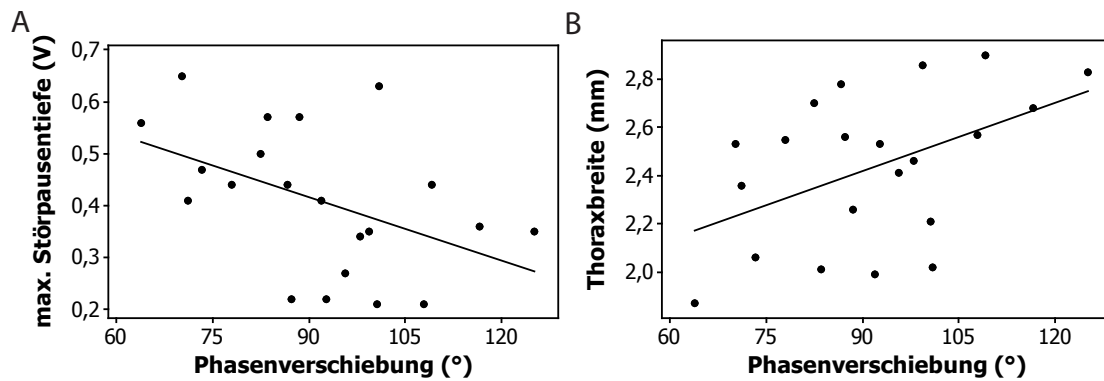


Abbildung 3.9: Die Korrelation der Phasenverschiebung mit der maximalen Störpau-sentiefe und der Thoraxbreite der F1-Männchen.

Dargestellt ist die maximale Störpau-sentiefe der Silben (aufgenommen bei 30°C) aufgetragen gegen die Phasenverschiebung (Pearson: $r = -0,464$, $p = 0,034$; A), sowie die Thoraxbreite der Männchen aufgetragen gegen die Phasenverschiebung der Hinterbeine (Pearson: $r = 0,475$, $p = 0,03$; B), mit jeweiliger Regressionsgeraden; $N = 21$

gefunden (siehe Tabelle im Anhang).

Je breiter der Thorax und je länger die Zahnreihe der Männchen, desto größer war die ermittelte Phasenverschiebung der Hinterbeine während des Gesangs (Thorax: Pearson: $r = 0,475$, $p = 0,03$, siehe Abb. 3.9 B; Zahnreihenlänge: Pearson: $r = 0,435$, $p = 0,049$). Es gab ebenfalls einen rechnerischen Zusammenhang zwischen der Anzahl der Zähne auf der Zahnreihe und der Phasenverschiebung (Pearson: $r = 0,501$, $p = 0,021$). Es ließen sich keine Korrelationen zwischen den anderen Morphologieparametern und der Phasenverschiebung feststellen (siehe Tabelle im Anhang).

3.4 Diskussion

Beschrieben und verglichen wurden die Morphologieparameter von Freiland- und F1-Männchen der Art *Ch. biguttulus*. Ebenfalls untersucht wurde die Abhängigkeit der Gesangsmerkmale von den körperlichen Parametern. Dabei stellten sich folgende Resultate heraus:

Die Morphologie der F1- und der Freiland-Gruppe unterschieden sich in vielen Parametern signifikant. Die Entwicklungszeit schien keinen Einfluss auf die Morphologie der adulten Männchen zu haben, dafür fand ich Korrelationen mit der Varianz einiger Gesangsparameter sowie der maximalen Störpau-sentiefe. Die Gesangsparameter beider Gruppen korrelierten mit einigen Morphologiemerkmalen. Die Phasenverschiebung der Hinterbeine während der Gesangsproduktion korrelierte mit der Störpau-sentiefe und mit der Thoraxbreite.

3.4.1 Der Vergleich der Morphologieparameter von Freiland- und F1-Männchen

Wie auch bei den Gesangsmerkmalen lassen sich Unterschiede in der Morphologie zwischen den F1- und den Freiland-Männchen finden. Während einige Parameter wie

3 Die Morphologie und der zentrale Mustergenerator der Männchen

Femurlänge, Zahnanzahl und Zahndichte in der Gruppe der Freiland-Männchen höhere Werte erzielten, waren Merkmale wie Femurbreite und Zahnreihenlänge in der F1-Gruppe größer. Die Femur- und Beingewichte waren in beiden Gruppen nahezu identisch.

Die Unterschiede lassen sich auf mehrere Ursachen zurückführen, denn bei Orthopteren zeigen fast alle nennbaren Umweltfaktoren während der Nymphenphase einen Einfluss auf die Körpermaße. Dies betrifft unter anderem die Ernährung, die Temperatur samt Sonneneinstrahlung und Tageslänge, Krankheiten sowie Parasiten- und Pathogenbefall, den Räuberdruck, taktile Stimulation, interspezifische Konkurrenz und intraspezifische Faktoren wie Konkurrenz, Dichtestress und Pheromone (zusammengefasst mit Literaturangaben in Tabelle 3.2). Wie in Kapitel 2 bereits erläutert, waren beide Gruppen sowohl in der Phase ihrer Embryonalentwicklung als auch der postembryonalen Phase (Nymphenphase) unterschiedlichen Bedingungen ausgesetzt.

Tabelle 3.2: Die Umweltbedingungen, die Einfluss auf die Morphologie haben können
Dargestellt sind die potentiell beeinflussenden Faktoren sowie die zugehörigen Literaturhinweise

Parameter	Literatur
Ernährung	Judge et al. (2008); Strengbom et al. (2008); Unsicker et al. (2008); Branson (2008); Davidowitz (2008); McFarlane (1976);
Temperatur	Whitman (1986); Atkinson und Begon (1988); Helfert (1980); Helfert und Sängner (1975); De Jong und van der Have (2009); Ingrisch (1980)
Krankheiten	Streett und McGuire (1990); Danyk et al. (2005)
Räuberdruck	Danner und Joern (2003, 2004); Whitman (2009)
interspezifische Konkurrenz	Belovsky und Joe (1995)
taktile Stimulation (Dichtestress)	Simpson und Sword (2009)
intraspezifische Faktoren (Konkurrenz, Pheromone)	Uvarov (1966, 1977); Fielding (2004); Simpson und Sword (2009)

Auch spielen die Bedingungen während der Embryonalentwicklung eine Rolle. So können niedrigere Temperaturen in diesem Stadium für eine geringere Wachstumsrate verantwortlich sein (Stinner et al., 1974; Logan et al., 1976; Kramer et al., 1991; Lactin et al., 1995) genauso wie auch die Wasserversorgung Einfluss auf die Morphologie des adulten Tieres hat (Salt, 1949, 1953; Slifer, 1958; Moriarty, 1969a,b; Ingrisch, 1983). War die Entwicklungszeit durch äußere Faktoren verlängert, so sind die adulten Tiere häufig größer (Atkinson, 1996), was allerdings nicht bei meinen Versuchstieren zu beobachten war (s.u.). Auch kann Nährstoffmangel zu kleineren adulten Tieren führen (Berner und Blanckenhorn, 2006).

Die Freiland-Männchen waren während ihrer präadulten Phase weniger konstanten Bedingungen ausgesetzt, was zu längeren Entwicklungszeiten und damit zu größeren Individuen führen sollte (Atkinson, 1996), dies trifft allerdings nicht auf alle gemessenen morphologischen Parameter zu. Demgegenüber stehen die höheren Temperaturen und die Nahrung ad libitum während der postembryonalen Entwicklung der Laborpopulation, die in dieser Gruppe zu vergleichsweise größeren Männchen führen sollte (Roe et al., 1985; Whitman, 1986; Mousseau, 1997; Telfer und Hassall, 1999).

Die Tiere meiner Versuche wiesen eine wesentlich geringere Zahnanzahl auf der Zahnreihe auf als in der Literatur beschrieben. Jacobs (1953) beobachtete eine Zahn-

anzahl von etwa 100. Dies lässt sich auf oben genannte Faktoren oder auf Populationsunterschiede zurückführen, die in Kapitel 6 näher erläutert werden.

3.4.2 Der Einfluss der postembryonalen Entwicklungszeit auf die Morphologie und die Gesangsmerkmale

Die Entwicklungszeit der F1-Männchen meiner Studien dauerte 14- 22 Tage, wobei vier bis fünf hemimetabole Nymphenstadien durchlaufen wurden. Die große Varianz in diesem Parameter überrascht, da alle Tiere konstanten, identischen Bedingungen während des Nymphenstadiums und auch während ihrer Embryonalentwicklung ausgesetzt waren.

Im Freiland finden wir postembryonale Entwicklungszeiten, die relativ variabel sind und mehrere Wochen dauern (Kiel, 2003). Diese Entwicklungszeiten hängen stark von den Bedingungen während der Embryonalentwicklung und den (bereits oben erwähnten) Faktoren Nahrung, Temperatur, Tageslänge sowie inter- und intraspezifischen Interaktionen ab. So zeigen zum Beispiel Tiere, die bei geringeren Temperaturen aufwachsen, eine höhere Körpergröße (Temperatur-Größen-Regel nach Atkinson 1996). Die Bedingungen, denen die von uns aufgezogenen Tiere während ihrer gesamten Entwicklung ausgesetzt waren, haben diesen Prozess im Vergleich zu Freiland-Tieren stark verkürzt. Dies kann unter anderem an den im Vergleich zum Freiland erhöhten Temperaturen nach dem Schlupf der Tiere liegen, aber auch an den standardisierten Bedingungen, denen die Laborpopulation während der Embryonalentwicklung ausgesetzt waren. Im Freiland können anthropogene Einflüsse wie vorzeitige Wiesenmahd zu frühem Schlupf führen (Kiel, 2000).

Entgegen meiner Erwartungen ließen sich nur wenig Abhängigkeiten zwischen der Entwicklungszeit der Tiere, ihrer Morphologie und ihrem Gesang ablesen. Diese betreffen aber so essentielle Parameter wie die maximale Störpausentiefe und Silbendauer, deren Werte einen hohen Einfluss auf das Präferenzverhalten der Weibchen haben (siehe Kapitel 5). Da in vielen früheren Arbeiten klare Korrelationen zwischen der Entwicklungszeit und Morphologie bei Arthropoden gefunden wurden (Atkinson, 1996), wäre eine positive Abhängigkeit der Entwicklungszeit mit der Morphologie zu erwarten gewesen. Dass diese Erwartung nicht erfüllt wurde, kann bedeuten, dass es gar keine Zusammenhänge zwischen der Morphologie und der Entwicklungszeit gibt. Unter Umständen führt bei *Chorthippus biguttulus*-Männchen eine verschieden lange Dauer der postembryonalen Entwicklung zu keinerlei Unterschieden in den von mir untersuchten Parametern. Möglicherweise handelt es sich aber auch um eine zu geringe Stichprobenanzahl, obwohl die Varianz in der Entwicklungszeit relativ groß ist.

3.4.3 Die Abhängigkeiten der Gesangsmerkmale von den Morphologiemerkmalen

Generell zeigen die Ergebnisse meiner Arbeit, dass größere Beincharakteristika zu höheren Onsets führen. In der Gruppe der Freiland-Tiere produzierten Männchen mit längeren Femora längere Verse und in der F1-Gruppe wurde die Pause länger, was zu einem geringeren Silben-Pausen-Verhältnis führte.

Auch in früheren Orthopteren-Studien konnte gezeigt werden, dass sich morphologische Merkmale im Gesang der Tiere niederschlugen. Dabei handelt es sich vor-

3 Die Morphologie und der zentrale Mustergenerator der Männchen

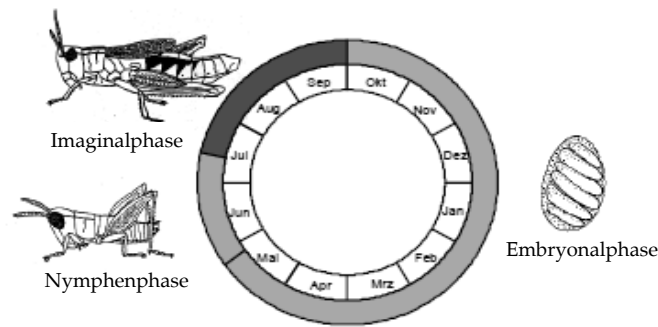


Abbildung 3.10: Der Lebenszyklus einer mitteleuropäischen Feldheuschrecke (nach Kiel, 2001)

nehmlich um Arbeiten an Ensifera, an Caelifera wurden bisher keine Arbeiten mit diesem Thema veröffentlicht. Die Qualität der Gesangsparameter wie Intensität, Frequenz, Pulsrate und Gesangsdauer ist häufig mit der Körpergröße korreliert (Judge et al., 2008; Morris, 2008; Römer et al., 2008). So gibt es zum Beispiel eine signifikante negative Korrelation zwischen der Körpergröße der Männchens der Art *Gryllodes sigillatus* und deren Pulsrate (Champagnon und Cueva del Castillo, 2008). Bei *Gryllus campestris* ist die Körpergröße der Männchens negativ mit der Ruf-Frequenz korreliert (Simmons und Ritchie, 1996) und bei *Oecanthus niveus* zeigt sich ein negativer Zusammenhang zwischen der Gesangsdauer und der Morphologie (Ponce-Wainer und Cueva del Castillo, 2008). Durch den Zusammenhang zwischen Morphologie und Gesang können die Weibchen der eben aufgeführten Arten größere Männchen von kleineren diskriminieren und wählen erstere für die Paarung, was häufig zu einem höheren Fortpflanzungserfolg führt (Greenfield, 1997; Couldridge und van Staaden, 2006; Mhatre und Balakrishnan, 2008; Ponce-Wainer und Cueva del Castillo, 2008).

Die bisher diskutierten Studien befassten sich allesamt mit zeitlichen Parametern, nicht mit amplitudenmodulierten Merkmalen. Die wenigsten der von mir entdeckten rechnerischen Abhängigkeiten beziehen sich auf zeitliche Merkmale, sondern fast immer auf die Intensität des Onsets. Dies ist nachvollziehbar, da auf dieses Merkmal, wie in Kapitel 2 schon beschrieben, die gerichtete Selektion wirkt.

Größere Männchen weisen auch Vorteile in anderen physiologischen Bereichen auf. So haben größere Männchen höhere Werte an Lipiden und Glykogen (De Bano, 2008). Es konnte eine Tendenz nachgewiesen werden, dass absolute metabolische Raten mit der Körpergröße ansteigen (Fielding und Defoliart, 2008), während gewichtsabhängige Raten abnehmen. Größere Tiere haben also eine höhere metabolische Effizienz. Es zeigen sich Korrelationen zwischen den in beiden Gruppen unterschiedlichen Femurlängen und dem Onset. Überraschend ist, dass die Onsets der Freiland-Männchen weniger akzentuiert sind, obwohl ihre Femurlängen größere Werte aufweisen. Weitere Gemeinsamkeiten in Morphologiemerkmalen, die mit Gesangsmerkmalen korrelieren, finden wir bei der Betrachtung des Bein- und des Femurgewichts. Hier tritt eine rechnerische Abhängigkeit mit dem Onset beider Gruppen auf. Mit schwereren Femora bzw. Bein treten höhere Onset-Werte auf.

Der Gesang eines Männchen lässt also Rückschlüsse auf seine Morphologie zu, was wiederum Hinweise auf seine Physiologie zulässt.

3.4.4 Die Abhängigkeiten der Phasenverschiebung von der Morphologie sowie Einflüsse auf Gesangsmerkmale

Die mittlere Phasenverschiebung der Hinterbeine bei der Gesangsproduktion wurde von Gottsberger (2008) mit $85,9^\circ$ angegeben, ist somit also geringfügig kleiner als der von mir ermittelte Durchschnittswert von $91,6^\circ$.

Die Phasenverschiebung zeigte eine Abhängigkeit von der Breite der Thoraces und den Zahnreihenlängen. Männchen mit breiterem Thorax und längeren Zahnreihen produzierten eine höhere Phasenverschiebung. Es konnte eine Korrelation mit dem Gesangsparameter maximale Störpauzentiefe festgestellt werden.

Generell kann man sagen, dass eine hohe Phasenverschiebung positive Auswirkungen auf die Attraktivität des Männchengesangs hat, da sich dann die Silbe monotoner anhört und die Weibchen auf kompaktere Silben ohne kleine Störpausen besser reagieren (Römer et al., 2008). Es konnte gezeigt werden, dass ein Männchengesang, bei dem dieses Pulsmuster gut zu erkennen ist, für Weibchen weniger attraktiv ist. Die Pausen zwischen den Silben werden durch die langsamere Aufwärtsbewegung des zweiten Beines ausgefüllt. Je höher die Phasenverschiebung ist, desto kleiner ist diese Pause. Dies ist für die Weibchen, die die Gesänge bewerten, ein Hinweis auf das Nervensystem des Sängers.

Eine Fehlerquelle bei der Korrelation von Phasenverschiebung und Gesangsparametern könnte sein, dass der Gesang, welcher für die Auswertung der Gesangsparameter genutzt wurde, nicht mit dem während der Aufnahme der Beinbewegung übereinstimmt. Er wurde ein bis zwei Tage zuvor aufgenommen. Dies geschah, da die Gesänge, welche während der Aufnahme der Phasenverschiebung der Beine aufgenommen wurden, aufgrund des Aufnahmeprogramms nicht auswertbar waren. Allerdings sollte der Gesang während dieses kurzen Zeitraums in diesem Alter (siehe Kapitel 2.3.2) konstant bleiben.

4 Die Immunkompetenz der Männchen und die Infektionsrate mit *Wolbachia sp.*

4.1 Einleitung

Ein funktionierendes Immunsystem ist ein wichtiges Merkmal, welches in der Partnerwahl eine Rolle spielt.

Um sich gegen Fremdkörper und Krankheitserreger zu wehren, haben Tiere mehrere Abwehrstrategien zur Verfügung. Bei Insekten finden wir keine spezifische (erworbene) Immunabwehr, wie sie bei den Vertebraten realisiert wurde, sondern nur unspezifisch wirkende Abwehrmechanismen (Penzlin, 1991), wie sie im gesamten Tierreich verbreitet sind. Die unspezifischen Abwehrmechanismen sind nicht auf bestimmte Fremdkörper oder Pathogene ausgelegt und genetisch fixiert. Sie können auf zellulärer und humoraler Ebene ablaufen.

Lysozym ist ein bakterizid wirkendes Enzym und bildet zusammen mit dem Komplementsystem, dem Properdin, dem Konglutinin, dem C-reaktiven Protein und den Interferonen das humorale Abwehrsystem. Zelluläre Mechanismen sind z.B. die Phagozytose oder die Einkapselung der Fremdkörper. Die Einkapselung geschieht durch Haemocyten und geht oft mit Melaninablagerungen einher, wodurch eine Isolierung des Pathogens aus dem Haemocoel bewirkt wird (z.B. Lackie, 1988; Ratcliffe, 1993). Die Stärke der Umkapselung ist zum Teil genetisch bedingt (z.B. Rizki und Rizki, 1990; Carton et al., 1992), zum Teil hängt sie mit dem Ernährungsstatus des Insekts zusammen (z.B. Sang und Burnet, 1963).

Das Aufrechterhalten eines effektiven zellulären und humoralen Abwehrsystems gegen Parasiten ist eine wichtige Komponente der Fitness und es wird allgemein angenommen, dass dieses kostspielig ist (z.B. Keymer und Read, 1991; Connors und Nickol, 1991). Die Immunabwehr fordert Ressourcen des Körpers, die dann für andere physiologische Prozesse nicht mehr zur Verfügung stehen. Sheldon und Verhulst (1996) zeigten, dass ein reduziertes Investieren in das Immunsystem die Lebensdauer und die Fekundität beeinflusst.

Für die Weibchen wäre es durchaus sinnvoll, die Immunkompetenz des potentiellen Paarungspartners zu kennen, da diese vererbbar ist (Martinelli und Reichhart, 2005). Ebenfalls kann die Immunkompetenz-Handicap-Hypothese (Hamilton und Zuk, 1982), eine aus der Handicap-Hypothese Zahavis (1975) entstandene Theorie eine Rolle spielen. Die Männchen signalisieren mit Androgen-korrelierten sexuellen Signalen glaubwürdig, dass sie ein gutes Immunsystem besitzen (Folstad und Karter, 1992; Wedekind und Folstad, 1994).

Es stellte sich die Frage, ob die Männchen der Art *Chorthippus biguttulus* in ihrem Gesang ebenfalls Hinweise auf ihre Immunkompetenz geben und ob es dann wiederum eine Abhängigkeit mit der Morphologie gibt.

Kommen wir zu einem speziellen intrazellulär lebenden Bewohner der Insekten.

Die Gattung *Wolbachia* (Hertig und Wolbach, 1924) ist eine Gruppe von Alpha-Proteobakterien, die mit den Rickettsia verwandt und weit verbreitet ist. Hilgenboecker et al. (2008) postulierten, dass 66% der Insekten-Arten infiziert seien. Die Wirkung der Wolbachien auf die Fitness des Wirtes kann negativ oder neutral (Moran und Baumann, 1994) aber auch positiv sein (Wade und Chang, 1995). Man findet sie in Milben, Crustacea, Nematoden und vor allem Insekten (Bandi et al., 1998). Diese Mikroorganismen infizieren die Keimzellen des Wirtes und werden hauptsächlich maternal vererbt, deshalb zeigen Wolbachien die Fähigkeit, die Reproduktion ihres Wirtes mannigfaltig zu manipulieren (Werren et al., 2008). So kann es bei einer Infektion zu Phänotypen des Wirtes kommen, die cytoplasmatische Inkompatibilität (CI) mit nicht-infizierten Artgenossen aufweisen (Barr, 1980; O'Neill et al., 1992; Werren et al., 1995), es kann zu Parthenogenese (Stouthamer et al., 1993), Feminisierung genetischer Männchen (Rousset et al., 1992) und dem Abtöten von Männchen kommen (Hurst und Jiggins, 2000). In einigen Studien werden sie für Artbildungsprozesse mitverantwortlich gemacht (Werren, 1998; Bordenstein, 2003). Einige Supergruppen (A-H) konnten identifiziert werden (Werren et al., 1995; Baldo et al., 2006). Beschrieben wurde auch eine horizontale Übertragung von Parasiten auf ihre Wirte (Heath et al., 1999; Werren et al., 1995; Schilthuisen und Stouthamer, 1998).

Wolbachia konnte in einigen Orthopterenarten wie *Gryllus rubens*, *G. ovisopis*, *G. integer*, *G. pennsylvanicus* (Giordano et al., 1997), *Gryllus firmus* und *G. pennsylvanicus* (Maroja et al., 2008) sowie in Laubheuschrecken wie *Orocharis saltator* (Panaram, 2007) nachgewiesen werden. Auch in einer der Schwesternarten von *Chorthippus biguttulus*, *Ch. parallelus* (Zabal-Aguirre et al., 2010) wurde eine *Wolbachia*-Infektion verifiziert. In diesen Orthopteren hatte eine Infektion mit *Wolbachia* eine cytoplasmatische Inkompatibilität zur Folge. Es entstanden neue Paarungspräferenzen der Weibchen, die inkompatible Paarungen vermieden.

Hieraus erwächst die Frage, ob auch die Tiere der Art *Chorthippus biguttulus* infiziert sind und welche Auswirkungen dies gegebenenfalls auf das Reproduktionsverhalten dieser Art hat.

Dieses Kapitel beschäftigt sich mit der Quantifizierung der Immunkompetenz, ihrer Korrelation mit Gesangs- und Morphologiemerkmalen sowie der Infektionsrate mit *Wolbachia* sp.

4.2 Material und Methoden

4.2.1 Die Quantifizierung der Immunkompetenz

Eine einfache und informative Art, die Immunkompetenz eines Insekts zu quantifizieren, ist die Stärke der zellulären Umkrustungsreaktion auf einen Pathogen zu erfassen. Um die Immunkompetenz zu quantifizieren, testete ich 15 Männchen aus dem Freiland und 20 Männchen aus der Labor-Population.

Zwei Wochen nach ihrer Adulthäutung wurden die Gesänge der Männchen aufgenommen und den Tieren wurde je ein steriles Nylonfadenstück (0,3 mm Durchmesser, Nylonfaden weiß, Glorex) mit einer Länge von 1,6 bis 1,8 mm ventral zwischen Abdomen und Thorax durch ein Intersegmentalhäutchen in den Thoraxraum eingeführt. Um zu prüfen, ob das Nervensystem oder andere wichtige morphologische Strukturen

beschädigt wurde, wurden die Gesänge nach einem Tag erneut aufgenommen. Es gab keine signifikanten Änderungen der Gesangsparameter.

Nach einer Woche wurden die Nylonfäden mit einer sterilen Pinzette entfernt, mit destilliertem Wasser abgespült und von je zwei Seiten fotografiert (Canon PowerShot S3 IS). Die Bilder wurden ausgewertet, indem die dunklen umkrusteten Bereiche über eine Länge von 1,5 mm des Fadens mit dem Programm MatLab quantifiziert wurden. Das Resultat erhielt ich durch die Mittlung dieser beiden Werte ($CV < 15\%$). Von diesen Bereichen wurde die Fläche des reinen Nylonfadens ($0,45 \text{ mm}^2$), die zuvor auf die eben beschriebenen Weise erfasst wurde, rechnerisch abgezogen.

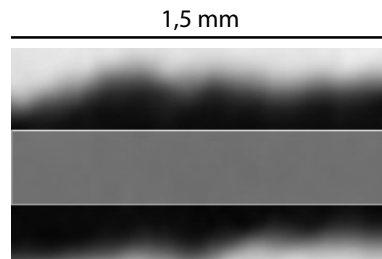


Abbildung 4.1: Die Umkrustung eines Nylonfadens nach einer Woche im Körper eines *Ch. biguttulus*-Männchens.

Dargestellt ist der umkrustete Nylonfaden, in grau angedeutet: Fläche des reinen Nylonfadens

4.2.2 Die Untersuchung auf Abhängigkeiten zwischen Immunkompetenz und den Gesangs- und Morphologieparametern sowie der Entwicklungszeit

Um zu testen, ob eventuelle Abhängigkeiten zwischen der Immunkompetenz und den Gesangsmerkmalen, der Morphologie oder der Entwicklungszeit der Männchen bestanden, führte ich bei normalverteilten Werten eine Pearson-Korrelation und bei nicht normalverteilten Daten eine Spearman-Korrelation durch.

Die Morphologie- und die Gesangsparameter der getesteten F1- und der Freiland-Männchen wurden miteinander verglichen. Da die Parameter Femurlänge, Femurgewicht und Beingewicht zwischen den Gruppen keine signifikanten Unterschiede aufwiesen, wurden diese Parameter beider Gruppen gemeinsam mit ihrer Umkrustungsrate korreliert. Dies galt auch für die Gesangsparameter Periode, Pausendauer, Silbendauer, Silben-Pausen-Verhältnis und Silbenanzahl in Hauptteil des Verses und die Morphologieparameter Femurlänge, Femurgewicht und Beingewicht.

4.2.3 Der Test auf eine *Wolbachia*-Infektion

Es wurde die Infektionsrate von 44 Männchen und 15 Weibchen aus dem Freiland sowie die von 59 Männchen und zehn Weibchen aus der F1-Gruppe ermittelt. Um auf eine Infektion mit dem Bakterium zu testen, wurden jeweils sechs bis 14 Tiere zunächst gemeinsam untersucht. Wenn bei einer dieser Gruppen eine Infektion ausgemacht wurde, wurden die in Frage kommenden Tiere einzeln getestet.

Die Desoxyribonukleinsäure-Extraktion

Um die Desoxyribonukleinsäure (DNA) zu isolieren, wurde von allen Tieren die Abdomen nach dem Tod mit einem sterilen Skalpell (Roth: Einmal-Skalpelle Cutfix) entfernt und in Alkohol (99% Ethanol) bis zur weiteren Verarbeitung aufbewahrt. Der Darm wurde entfernt, um Bakterien in diesem von der Analyse auszuschließen.

Zu den zu analysierenden Geweben wurden in ein 1,5mL Reaktionsgefäß (Eppendorf) jeweils 10 sterile Glasperlen (Roth, Durchmesser 0,25- 0,5 mm) und ein Milliliter PBS-Puffer (Phosphate Buffered Saline, Roti®-Stock 10x PBS) gegeben. Dieser Ansatz wurde mit einer Apparatur namens Beadbeater (Biospec Products: Mini-Beadbeater) 40 Mal pro Sekunde für 40 Sekunden geschüttelt, so dass die Gewebe durch die Glasperlen zerkleinert und ihre Körperzellen aufgebrochen wurden.

Ein Milliliter der Flüssigkeit wurde abgenommen und in ein neues 1,5mL Reaktionsgefäß überführt. Dieser Ansatz wurde zwei Minuten bei 10000g zentrifugiert (Kendro: Biofuge Primo R; Rotor der Firma Eppendorf) und der Überstand wurde verworfen. Das Pellet wurde mit 100 μ L destilliertem Wasser resuspendiert. Zu der Probe wurden 200 μ L 5%ige Chelex- Lösung (Biorad, Chelex100) gegeben und alles wurde etwa fünf Sekunden kräftig geschüttelt (Vortex, Bioblock scientific: Agutateur Top-Mix 11118). Chelex ist ein chelatbildendes Harz, das eine hohe Aktivität für polyvalente Metallionen aufweist. Die Chemikalie sorgt dafür, dass alle übrigen Zellbestandteile von der Erbsubstanz getrennt werden können.

Der Ansatz wurde bei 56°C in einem Wasserbad (Julabo F18) für 30 Minuten inkubiert, dann kräftig geschüttelt und für acht Minuten in kochendem Wasser erhitzt. Danach wurden die Gefäße mit den Flüssigkeiten für zwei Minuten bei 10000g zentrifugiert. Dann wurden die Proben unverdünnt bei der Polymerasekettenreaktion (s.u.) eingesetzt.

Alle in diesem Kapitel beschriebenen Tätigkeiten wurden mit sterilen Materialien und Geräten durchgeführt. Es wurde eine negative Kontroll-Extraktion ohne tierisches Gewebe durchgeführt, das heißt, es wurde die gesamte Prozedur der Extraktion ausschließlich mit den Chemikalien durchgeführt, um zu testen, ob es zu mikrobiellen Verunreinigungen bei der Extraktion kommt. Dies konnte nach einer PCR und einer Gelelektrophorese ausgeschlossen werden.

Die Polymerasekettenreaktion

Tabelle 4.1: Die Rezeptur für eine PCR-Reaktion für den Nachweis von *Wolbachia*.

Dargestellt sind die Mengen und die Inhalte

Menge (μ L)	Stoff
1	Puffer
0,5	dNTPs
1	Primer 1 forward
1	Primer 1 reverse
1	Primer 2 forward
1	Primer 2 reverse
0,1	taq-Polymerase
1	DNA-Template
3,4	MilliQ-Wasser

Das Ziel einer Polymerasekettenreaktion (PCR) ist es, spezifische DNA-Sequenzen, die in dem eingesetzten Ausgangserbgut, dem so genannten Template, vorhanden sind, gezielt zu vervielfältigen, so dass man diese Sequenzen nach ihrer Amplifizierung durch eine Gelelektrophorese (s.u.) sichtbar machen kann.

Der PCR-Prozess enthielt einen Denaturierungsschritt, der bei 95°C durchgeführt wurde. Hierbei trennten sich die eingesetzten DNA-Stränge durch die erhöhte Temperatur voneinander. Die initiale Denaturierung dauerte eine Minute.

Tabelle 4.2: Die Polymerase-Ketten-Reaktion zur Identifikation einer Infektion mit *Wolbachia sp.* und die verwendete Primer.

Dargestellt sind die Schritte, die Temperaturen und die Phasen für die Verwendung der Primer sowie die Primerbezeichnung, die Sequenzen und die Schmelztemperatur (Tm) mit der Referenz

Schritt	Temperatur (°C)	Dauer (Minuten: Sekunden)	Phase
1	95	01:00	initiale Denaturierung
2	94	00:10	Denaturierung
3	48	01:00	Annealing
4	72	02:00	Amplifikation
5	Wdh. ab Schritt 2, 35 Zyklen		
6	72	10:00	finale Amplifikation
Bezeichnung	Tm (°C)	Sequenz (5'-3')	Referenz
16Sf	55,3	TTGTAGCCTGCTATGGTATAACT	O'Neill et al.
16Sr	57,3	GAATAGGTATGATTTTCATGT	(1992)
ftsZF2	57,1	TTGCAGAGCTTGGACTTGAA	Wu et al.
ftsZR2	50,1	CATATCTCCGCCACCAGTAA	(2004)

Auf diese Phase folgte der Annealing-Schritt, bei dem sich die eingesetzten Primer (alle von der Firma MWG synthetisiert) an die passenden, komplementären freien DNA-Stränge hefteten. Ich führte eine sogenannte Duplex-PCR durch, bei der zwei Primerpaare verwendet werden. Das erste Primerpaar heftet an die Sequenz für ein Gen, welches für ein 16S rDNA an *Wolbachia* kodiert (16S, O'Neill et al. 1992).

Das zweite Primerpaar, bestehend aus den Primern ftsZF2 und ftsZR2 (ftsZ2, Wu et al. 2004) bindet an ein Gen, welches für das Protein ftsZ kodiert und somit an der Zellteilung *Wolbachias* beteiligt ist. Beide Primerpaare binden sehr spezifisch für Gene des Bakteriums. Für diese Phase der PCR wählte ich eine Temperatur von 48°C.

Dann wurde die Temperatur für zwei Minuten auf 72°C erhöht, wodurch der Elongationsschritt eingeleitet wurde, bei der die taq-Polymerase (Eppendorf, 5 Units/% Micro), die aus dem thermophilen Bakterium *Thermus aquaticus* gewonnen wird, die Zweitstrangsynthese vollzog. So wurde die Ausgangs-DNA verdoppelt.

Diese Schritte wurden in 35 Zyklen wiederholt, wobei die folgende Denaturierung jeweils 10 Sekunden stattfand. Eine abschließende Hybridisierungs-Phase bei der für die taq-Polymerase angepassten Temperatur 72°C wurde für zehn Minuten durchgeführt. All diese Schritte wurden automatisch durch einen PCR-Cycler ausgeübt (Eppendorf: Mastercycler personal) und sind noch einmal übersichtlich in Tabelle 4.2 dargestellt.

Zusätzlich wurden zu den Primern und der Polymerase auch noch Didesoxyribonukleosidtriphosphate (dNTPs, Roth: Roti-Mix PCR, 2 mM per dNTP), die die Bausteine der Zweitstränge bilden, destilliertes Wasser und Reaktionspuffer (Eppendorf: 500 mM Kaliumchlorid, 100 mM Tris-Hydrochlorid, pH 8,3 bei 25°C, 15 mM Magnesium), um

4 Die Immunkompetenz der Männchen und die Infektionsrate mit *Wolbachia* sp.

einen konstanten pH-Wert zu halten, hinzugefügt.

Zu jedem PCR-Durchlauf wurde eine Nullkontrolle gefertigt, deren DNA-Template durch destilliertes Wasser ersetzt wurde. Mit dieser Kontrolle wurde ebenso verfahren wie mit den anderen Ansätzen. Die Nullkontrolle diente der Prüfung, ob sich Verunreinigungen in den Proben befanden, deren DNA ebenfalls amplifiziert wurde und so bei der Gelelektrophorese Banden verursachen konnten.

Bis zu der weiteren Verwendung der amplifizierten DNA für eine Gelelektrophorese wurden die Proben bei 4°C aufbewahrt.

Die Gelelektrophorese

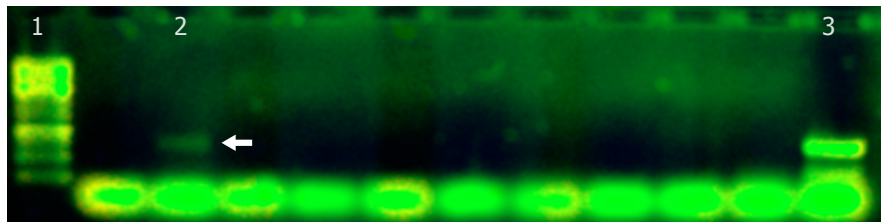


Abbildung 4.2: Die PCR-Produkte in Agarosegel nach Gelelektrophorese zwecks Prüfen auf eine Infektion mit *Wolbachia*.

Aufgetragen sind der DNA-Marker (1), 10 Proben, die aus *Chorthippus biguttulus*-Weibchen gewonnen wurden, wobei eine ein positives Signal zeigte (2) und die Signale der Positivkontrolle (3)

Mit der Methode der Gelelektrophorese werden durch ein elektrisches Feld die negativ geladenen Moleküle, die zuvor durch eine PCR amplifiziert werden, zu einer Bewegung zu dem Pluspol durch ein Agarose-Gel gebracht. Die DNA-Sequenzen wandern je nach Größe in diesem elektrischen Feld unterschiedlich weit und lassen sich so unterscheiden.

Es wurde ein Gel aus 1% Agarose (Roth, NEEO) in 200 mL TAE-Puffer (Tris-Acetat-EDTA-Puffer; 1x, pH 8) gefertigt, indem das Gemisch in einem Glasbehälter aufgekocht wurde. Anschließend wurde das Gemisch auf etwa 60°C abgekühlt und 2µL Midori green (Nippon Genetics Europe) hinzugegeben. Midori green heftet sich an die DNA-Stränge und macht sie unter UV-Licht für das menschliche Auge sichtbar. Das Agarose-Gemisch wurde nun in eine Form gegossen, um es aushärten zu lassen.

Durch einen Kamm wurden die Taschen des Gels geschaffen, die der Probenaufnahme dienten. Je 10µL der Probe wurde mit 2µL Gelladepuffer (10mM TrisHCL, 5 mM Natriumacetat, 2 mM Ethylendiamintetraessigsäure=EDTA, 10% Glycerin, 0,02 % Bromphenolblau, 0,015% Xylen-Cyanolblau) vermischt und 10µL des Ansatzes wurden in die Taschen eingeführt. Bei 110 Volt wurden die Proben 35 Minuten in dem Gel belassen. Für die Stromversorgung wurde ein Gerät der Firma Biorad (Powerpack 300) verwendet.

Das Gel wurde anschließend auf einen UV-Tisch (Biostep: Transilluminator Bio View UV Light) gelegt und die entstandenen Signale wurden mit einer DNA-Leiter (Roth: PBR 328) verglichen. Dieser Marker wurde ebenfalls vor der Elektrophorese in eine der Taschen gegeben und bestand aus einem Gemisch von DNA-Strängen unterschiedlicher bekannter Länge. Sie diente zur Größenbestimmung und groben Quantifizierung

der DNA-Stränge, die amplifiziert wurden.

Die Gele wurden mit einer digitalen Kamera fotografiert (Canon Power Shot IS), so dass eine Archivierung möglich war.

4.3 Ergebnisse

4.3.1 Die Immunkompetenz

Die Umkrustung des Nylonfadens bei den Freiland-Tieren lag im Mittel bei $0,26 \text{ mm}^2$, wobei zwei Männchen jeweils einen Wert von unter $0,046 \text{ mm}^2$ erreichten, während bei einem Männchen eine Umkrustungsgrad von $0,53 \text{ mm}^2$ festgestellt wurde.

Bei den F1-Tieren wurden Werte zwischen $0,022$ und $0,61 \text{ mm}^2$ (Mittelwert: $0,32 \text{ mm}^2$) für die Umkrustung eines $1,5 \text{ mm}$ -langen Nylonfadens erreicht.

Es bestand kein statistischer Unterschied zwischen den Werten der Immunkompetenz der F1- und der Freiland-Tiere (Ungepaarter t-test: $p=0,35$). Ermittelte man die durchschnittliche Umkrustung beider Gruppen zusammen, ergab sich ein Wert von $0,29 \text{ mm}^2$ mit einer Standardabweichung von $0,19$.

4.3.2 Die Abhängigkeiten zwischen Immunkompetenz, Entwicklungszeit, Morphologie und Gesang

Nach einer Hauptkomponentenanalyse konnte keiner der untersuchten Parameter vernachlässigt werden (Tabelle im Anhang).

Es gab keine Korrelation zwischen den Werten für die Umkrustungsrate und der benötigten Entwicklungszeit (Pearson: $r=0,282$, $p=0,229$, siehe Abbildung 4.3).

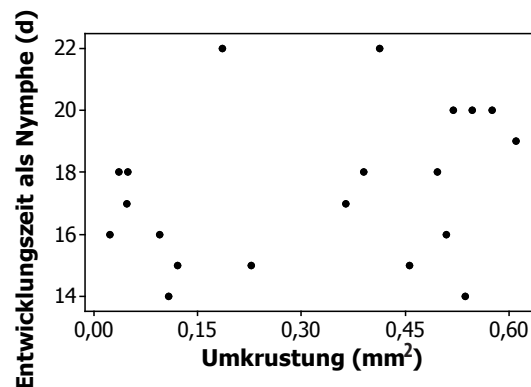


Abbildung 4.3: Die Korrelation der Entwicklungszeit mit der Immunkompetenz der F1-Männchen.

Aufgetragen wurde die Dauer des Nymphenstadiums von Schlupf bis Adulthäutung in Tagen gegen den Umkrustungsgrad (Pearson: $r=0,282$, $p=0,229$), $N=20$

Bei den für beide Gruppen gemeinsam betrachteten Abhängigkeiten zwischen Immunkompetenz und Femurlänge, Femurgewicht und Beingewicht zeigten sich keine signifikante Korrelationen.

Betrachtete man die Werte der Freiland-Männchen separat, ließ sich eine signifikante Korrelation zwischen der Umkrustung und der Femurlänge finden. Männchen mit lan-

gen Femora wiesen höhere Umkrustungsraten auf, als Männchen mit kurzen Femora (Pearson: $r=0,756$, $p=0,001$, Abb. 4.4 B, Tabelle 4.3).

Je länger die Zahnreihe auf den Femora war, desto höher war der Wert für die gemessene Umkrustung des Fadens des jeweiligen Männchens (Spearman: $r=0,566$, $p=0,028$).

Es ließen sich bei den F1-Tieren keine Korrelationen zwischen Morphologie und Immunkompetenz feststellen. Für die Parameter, bei denen es keine Unterschiede zwischen den Gruppen gab (Periodendauer, Silbendauer, Pausendauer, Rampendauer, Silben-Pausen-Verhältnis), fand man bei Zusammenfassung der Daten beider Gruppen und deren Korrelation mit der Umkrustungsrate folgende Korrelationen: Je höher die Umkrustungsrate, desto länger die produzierte Periode (Spearman: $r=0,362$, $p=0,033$) und desto länger die Pause (Pearson: $r=0,395$, $p=0,019$). Weder die anderen Gesangsparameter (siehe Tabelle 4.3) noch die Werte für die Varianzen dieser zeigten signifikante oder tendenzielle Abhängigkeiten mit der Umkrustungsrate.

Je höher die Umkrustungsrate der F1-Männchen, desto größer war der von ihnen produzierte Onset (Pearson: $r=0,464$, $p=0,039$) und desto akzentuierter ist die Pause (Offset, Pearson: $r=-0,677$, $p=0,001$).

Bei der Betrachtung der beiden Gruppen separat ergab sich: Je höher die Umkrustungsrate der Männchen aus dem Freiland, desto größer war der von ihnen produzierte Onset (Pearson: $r=0,574$, $p=0,025$, siehe Abb. 4.4 A, Tab. 4.3). Des Weiteren fand man Abhängigkeiten zwischen der Umkrustung und der Periode (Pearson: $r=0,593$, $p=0,006$) sowie der Pausendauer (Pearson: $r=0,458$, $p=0,042$).

Auch die Silbendauer nahm tendenziell mit steigender Umkrustungsrate zu (Pearson: $r=0,38$, $p=0,098$). Keines der anderen Gesangsmerkmale zeigte Abhängigkeiten mit der Umkrustungsrate, wie der Tabelle 4.3 zu entnehmen ist. Es bestanden keine Korrelationen zwischen dem Umkrustungsgrad und der intraindividuellen Varianz der Gesangsparameter ($p>0,18$).

Wurde die Immunkompetenzwerte mit der Femurlänge normiert und die gewonnenen Daten mit den Gesangsmerkmalen korreliert, so ergaben sich die gleichen signifikanten Abhängigkeiten wie vor der Normierung (siehe Tabelle im Anhang).

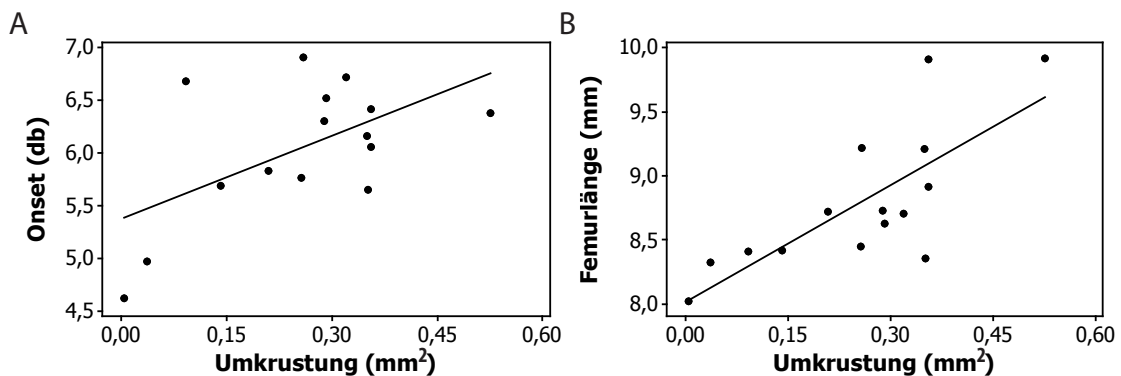


Abbildung 4.4: Der Zusammenhang zwischen der Immunkompetenz und dem Gesang sowie der Morphologie der Freiland-Männchen.

Dargestellt ist der Onset (aufgenommen bei 30°C) (A, Pearson: $r=0,574$, $p=0,026$) und die Femurlänge aufgetragen gegen den Umkrustungsgrad eines Nylonfadens (B, Pearson: $r=0,756$, $p=0,001$) sowie die jeweilige Regressionsgerade; $N=15$

Tabelle 4.3: Korrelation der Gesangsdaten und der Morphologieparameter mit der Immunkompetenz der Freiland- und der F1-Männchen.

Dargestellt sind die mit der Umkrustungsrate korrelierten Parameter, der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p , $N=15$

Freiland			
Parameter	statistischer Test	r	p
Onset (db)	Pearson	0,572	0,026
Offset (db)	Spearman	-0,311	0,260
Periode (ms)	Pearson	-0,175	0,534
Silbendauer (ms)	Spearman	-0,393	0,147
Pausendauer (ms)	Pearson	0,348	0,203
Silbe/Pause	Pearson	0,154	0,584
Versdauer (ms)	Pearson	-0,288	0,298
Rampendauer (ms)	Pearson	0,529	0,042
Onset-Anstiegsdauer (ms)	Pearson	0,154	0,584
max. Störpausentiefe (V)	Pearson	0,377	0,165
CV Onset (%)	Spearman	-0,382	0,160
CV Offset (%)	Spearman	-0,592	0,020
CV Periode (%)	Pearson	-0,068	0,808
CV Silbendauer (%)	Spearman	0,321	0,243
CV Pausendauer (%)	Pearson	0,153	0,584
CV Silbe/Pause (%)	Pearson	0,384	0,157
Femurlänge (mm)	Pearson	0,756	0,001
Femurbreite (mm)	Pearson	-0,024	0,932
Femurgewicht (mg)	Pearson	0,247	0,375
Beingewicht (mg)	Pearson	0,363	0,203
Zahnreihenlänge (mm)	Spearman	0,566	0,028
Zahnanzahl	Spearman	-0,359	0,189
Zähne/mm	Pearson	-0,405	0,134
Thoraxbreite (mm)	Pearson	0,321	0,243
Kopfkapselbreite (mm)	Pearson	0,136	0,629
F1			
Parameter	statistischer Test	r	p
Onset (db)	Pearson	0,464	0,039
Offset (db)	Pearson	-0,677	0,001
Periode (ms)	Pearson	0,593	0,006
Silbendauer (ms)	Pearson	0,380	0,098
Pausendauer (ms)	Pearson	0,458	0,042
Silbe/Pause	Pearson	-0,297	0,203
CV Onset (%)	Pearson	-0,268	0,253
CV Offset (%)	Pearson	-0,311	0,181
CV Periode (%)	Pearson	-0,262	0,265
CV Silbendauer (%)	Pearson	0,305	0,191
CV Pausendauer (%)	Pearson	0,025	0,917
CV Silbe/Pause (%)	Pearson	0,082	0,731
Länge Femur (mm)	Spearman	-0,265	0,258
Breite Femur (mm)	Pearson	0,288	0,218
Gewicht Femur (mg)	Pearson	0,055	0,818
Beingewicht (mg)	Spearman	0,033	0,891
Zahnreihenlänge (mm)	Pearson	-0,227	0,336
Zahnanzahl	Pearson	-0,182	0,443
Zähne/mm	Pearson	0,097	0,685
Thoraxbreite (mm)	Spearman	-0,036	0,879
Kopfkapselbreite (mm)	Pearson	0,376	0,103

4.3.3 Die Infektionen mit *Wolbachia sp.*

Bei den 44 auf *Wolbachia sp.* getesteten Männchen, welche im Freiland gefangen wurden sowie bei den F1-Tieren, konnte keine Infektion nachgewiesen werden.

Bei einem der zehn untersuchten Weibchen aus dem Freiland konnte man eine *Wolbachia*-spezifische Bande nach der Duplex-PCR und der Gelelektrophorese erkennen (siehe Abb 4.2), die der Lage der Bande in der Positivkontrolle entsprach. Dies deutete auf eine Infektion mit dem Bakterium *Wolbachia sp.* hin.

4.4 Diskussion

4.4.1 Die Immunkompetenz

Die Tiere wiesen eine Umkrustung des Nylonfadens von durchschnittlichen $0,29 \text{ mm}^2$ auf, wobei es keine signifikanten Unterschiede zwischen Freiland- und F1-Männchen gab. Die präembryonale Entwicklungszeit hatte keinen erkennbaren Einfluss auf die Werte der Umkrustung. Bei den Freiland-Männchen zeigten die Tiere mit längeren Femora und Zahnreihen (Schrilleisten) größere Umkrustungsraten.

Wurden beide Gruppen gemeinsam betrachtet, so ergab sich eine positive rechnerische Abhängigkeit zwischen der Umkrustung und der Periode sowie der Pausendauer. Die Gruppen einzeln analysiert ergaben Korrelationen zwischen der Umkrustung und dem Onset-Wert, was die Abhängigkeit zwischen Onset und Femurlänge aus Kapitel 3 bestätigt.

Bei den F1-Männchen zeigten die Tiere mit dem höchsten Immunwert die tiefsten Pausen, die längsten Perioden und Pausendauern. In anderen Arten konnte ebenfalls ein Zusammenhang zwischen der Immunkompetenz und anderen Merkmalen festgestellt werden (Wedekind und Jakobsen, 1998; Kurtz et al., 2000), allerdings beziehen sich die meisten Studien zu dem Trade-Off zwischen Life-history und Immunkompetenz auf Vögel (Norris et al., 1994; Munoz et al., 2010). Die Aktivierung des Immunsystems bei Wirbeltieren ist allerdings wesentlich aufwendiger als bei Invertebraten (Penzlin, 1991) und deshalb nicht unbedingt vergleichbar.

Häufig findet man große Unterschiede zwischen der Immunkompetenz der Weibchen und der Männchen. Dieser Effekt wird u.a. durch die Immunkompetenz-Handicap-Hypothese (s.o.) erklärt. Männchen treiben den Wettbewerb um Paarungspartner an, indem sie weniger Energie in andere physiologische System wie das Immunsystem investieren (Sheldon und Verhulst, 1996; Zuk, 1996; Zuk und McKean, 1996). Dieser Umstand erhöht das Mortalitätsrisiko, doch so lange die Männchen lange genug leben, um mehr Nachkommen als ihre Konkurrenten zu zeugen, erhöht sich die relative Fitness.

Es wurden bereits detaillierte Studien zu diesem Trade-Off durchgeführt (zusammengefasst in Schmid-Hempel, 2003; Adamo et al., 2001; Zuk, 1996; Zuk und McKean, 1996; Klein und Nelson, 1997). *Drosophila melanogaster* zeigt eine geringere Fekundität und eine reduzierte Konkurrenzfähigkeit (Kraaijeveld und Godfray, 1997), wenn ein Pathogen erfolgreich umkapselt wurde (Fellowes et al., 1999). Ähnliche Effekte findet man bei der Gelbfiebermücke *Aedes aegyptii* (Koella und Boëte, 2002; Ferdig et al., 1993), die bei hoher Resistenz auf Nematoden einen geringeren Reproduktionserfolg aufweisen, und bei der Honigbiene *Apis mellifera* (Rothenbuhler und Thompson, 1956; Sutter

et al., 1968) ebenso wie bei der Indischen Mehlmotte *Plodia interpunctella* (Boots und Begon, 1993).

Die Immunkompetenz und ihre Änderung während des Lebens von *Gryllus texensis* untersuchten Adamo et al. (2001). Sie fanden heraus, dass die Männchen nach ihrer Adulthäutung kaum noch in ihr Immunsystem investieren. Es besteht ein großer Unterschied zwischen den Werten der Immunkompetenz der Weibchen und Männchen sowie auch der subadulten und adulten Männchen.

Positive Korrelationen zwischen sexuell selektierten Merkmalen und der Immunfunktion findet man u.a. in Skorpionfliegen (Kurtz und Sauer, 1999), Libellen (Rantala et al., 2000) und Käfern (Rantala et al., 2000; Rantala und Kortet, 2003; Pomfret und Knell, 2006). So ist die Fähigkeit zur Umkapselung von Fremdkörpern bei den Käfern der Art *Euoniticellus intermedius* desto größer, je länger die Elytren und je größer das Tier insgesamt ist (Pomfret und Knell, 2006). Und bei Wolfspinnen der Art *Hygrolycosa rubrofasciata* ist die Klopfrequenz der Männchen während der Balz bei immunkompetenteren Männchen erhöht (Ahtiainen et al., 2004). Ryder und Siva-Jothy (2000) fanden eine positive Korrelation zwischen der Hämocytenzahl und der Qualität des Balzgesangs bei *Acheta domestica* und Grillen-Weibchen der Art *Gryllus bimaculatus* bevorzugen den Balzgesang art eigener Männchen, die eine hohe Immunkompetenz aufzeigen (Rantala und Kortet, 2003).

Zusammenhänge zwischen Immunkompetenz und anderen physiologischen Merkmalen wie Gesang und der Morphologie, wie sie in meinen Studien beobachtet werden, sind also häufig. In *Chorthippus biguttulus* finden wir bei erhöhter Immunkompetenz höhere Werte der Gesangsparameter, auf die die sexuelle Selektion wirkt (Onset, Offset). Dass wir überhaupt eine messbare Immunkompetenz finden, widerspricht den Ergebnissen bei Grillen von Adamo et al. (2001). Hier scheint ein anderes Kosten-Nutzen-Verhältnis vorzuliegen. Entweder ist die Gesangsproduktion nicht so teuer, wie bei den Grillen oder das Risiko einer Infektion bei *Ch. biguttulus* ist so hoch, dass es keinerlei Gewinn in der reproduktiven Fitness gäbe, da der Tod zu schnell eintreten würde.

In früheren Studien konnte gezeigt werden, dass Dichtestress in der präembryonalen Entwicklungsphase zu einer Erhöhung der Immunkompetenz führt (Bailey et al., 2011), da das Risiko einer Übertragung von Pathogenen und Parasiten mit der Populationsdichte steigt. Hier könnte die Haltung unserer Versuchstiere in dieser Phase eine Rolle spielen, da die Dichte der Tiere größer war als die in natürlichen Habitaten. Allerdings wissen wir nicht, ob die Immunkompetenz in dieser Art sich in den verschiedenen Entwicklungsphasen oder zwischen Männchen und Weibchen unterscheidet, da ich nur adulte Männchen auf diese Eigenschaft hin untersuchte.

Zusätzlich wären andere, die Immunität quantifizierende Untersuchungen, nötig, um ein abschließendes Urteil zu fällen. So wären Studien zur Lysozym-Aktivität oder das Quantifizieren von Haemozyten denkbar, welche auch durchgeführt wurden, jedoch an der zu geringen Hämolymphe scheiterten. Diese Parameter kann man anschließend mit der Umkrustung korrelieren, um eine Abhängigkeit zu prüfen. Doch frühere Studien, die mit Umkapselungsmessungen und anderen Methoden, wie der Messung der Phenoloxidase-Aktivität oder der lytischen Aktivität der Hämolymphe, arbeiteten, zeigten keine Unterschiede der Ergebnisse für beide Methoden (Pomfret und Knell, 2006; Rantala und Kortet, 2003).

Männchen, die sich erfolgreicher gegen Krankheiten und Parasiten wehren können,

geben diese Fähigkeit an ihre Nachkommen weiter, wenn sie von Weibchen präferiert werden.

4.4.2 Die Infektion mit *Wolbachia* sp.

Es konnte nur bei einem der Tiere eine Infektion nachgewiesen werden.

Es ist allerdings nicht auszuschließen, dass die Infektion nicht direkt bei der Heuschrecke vorlag. Unter Umständen ist ein infizierter Nematode oder ein kleiner Arthropode, zum Beispiel eine Milbe, bei der Präparation übersehen worden und so wurde diese Infektion missinterpretiert. Heuschrecken werden häufig von diesen potentiellen *Wolbachia*-Trägern parasitiert (Bellmann, 1985). Trotz Entfernung des Darms und Abspülen des äußeren Bereichs ist diese Möglichkeit nicht vollkommen auszuschließen. Da allerdings auch in der nah verwandten Art *Chorthippus parallelus* eine Infektion vorliegt (Zabal-Aguirre et al., 2010), ist es durchaus denkbar, dass auch *Ch. biguttulus* zu den Wirten des Bakteriums gehört. Endgültige Resultate wären durch eine Sequenzierung der DNA zu erzielen.

Durch die geringe Infektionsrate lassen sich keine Rückschlüsse auf die Wirkung des Mikroorganismus ziehen.

In späteren Studien wären Untersuchungen mit größerer Stichprobenzahl und verschiedenen Populationen wünschenswert, um den potentiellen Einfluss als Reproduktionsbarriere erfassen zu können, wie es schon bei *Ch. parallelus* (Bella et al., 2010) und der Hybridisierungszone von *Gryllus firmus* und *G. pennsylvanicus* (Maroja et al., 2008) diskutiert wurde.

5 Die Weibchen der Art *Chorthippus biguttulus*

5.1 Einleitung

Nachdem die Männchengesänge und ihre Abhängigkeit von Alter, Temperatur (Kapitel 2), Morphologie, Phasenverschiebung der Hinterbeine (Kapitel 3) und dem Immunsystem (Kapitel 4) betrachtet wurden, wenden wir uns den Weibchen der Art *Chorthippus biguttulus* zu.

Dieses Kapitel beschäftigt sich mit dem Dimorphismus der Geschlechter bei *Chorthippus biguttulus*. Sexueller Dimorphismus in der Körpergröße ist weit verbreitet bei Tieren (Hedrick und Temeles, 1989; Shine, 1989; Fairbairn, 1997). Im Gegensatz zu Säugetieren und einigen Vögeln (Ralls, 1977; Cabana et al., 1982) sind in den meisten ektothermen Tierarten die Weibchen größer als die Männchen (Arak, 1988; Shine, 1988; Fairbairn, 1997). Größere Weibchen sind vorteilhaft wegen der Abhängigkeit zwischen Körpergröße und Fekundität (Darwin, 1871; Reznick, 1985; Shine, 1988), da Weibchen einen substantiellen Teil ihrer Energie in die Produktion des Nachwuchs investieren. Arten mit relativ großen Männchen zeigen oft eine besonders starke sexuelle Selektion (Clutton-Brock et al., 1977; Anderson, 1994). Ausgeprägte sexuelle Selektion für große Männchen finden wir aber zum Teil auch in Arten mit kleineren Männchen (Anderson, 1994; Fairbairn, 1997; Blanckenhorn et al., 1999). Der Sexualdimorphismus in der Körpergröße (SDK) wird innerhalb der genetisch, phylogenetisch, entwicklungsbiologisch (Kapitel 3.4.1), physiologisch und mechanisch (Cheverud et al., 1985; Maynard Smith et al., 1985) möglichen Grenzen der sexuellen Selektion unterliegen, welche in beiden Geschlechtern verschieden äquilibriert ist (Price, 1984; Fairbairn, 1997; Anderson, 1994). Rensch (1950) postulierte, dass der SDK mit der Körpergröße ansteigt, wenn die Männchen der Art größer sind, während er bei Arten mit kleineren Männchen sinkt (Rensch's „Gesetz“: Abouheif und Fairbairn 1997).

Sexuellen Dimorphismus finden wir nicht nur in den morphologischen Parametern, sondern auch im Verhalten dieser Art. Dies betrifft vor allem die Verhaltensweisen während der Reproduktion, wenn die Weibchen selektiv sind und die Männchen relativ unselektiv zu sein scheinen.

Informationen über die Entscheidungen der Weibchen während der Partnerwahl erachtet man als enorm wichtig für die Untersuchung sexueller Selektion, denn diese Entscheidungen beeinflussen direkt den Phänotyp der Männchen (Janetos, 1980; Real, 1990; Seger, 1985). Da rezeptive Weibchen der Art *Chorthippus biguttulus* auf attraktive Männchengesänge mit einem eigenen Gesang antworten (Jacobs, 1953), ist diese Spezies besonders für diese Art von Untersuchungen geeignet. Die Weibchen antworten auf künstliche wie auch auf natürliche Gesänge (v. Helversen, 1972). So können die artspe-

zifischen (statischen) Gesangsparameter (siehe Kapitel 2) genauso wie die Merkmale untersucht werden, die der gerichteten Selektion unterliegen.

In vorherigen Studien wurde die Antwort der Weibchen während Playback-Experimenten benutzt, um die Attraktivitätsmerkmale der Männchengesänge zu quantifizieren. Hierfür wurde mit artifiziellen Gesängen gearbeitet, die aus mit weißem Rauschen gefüllten Silben bestanden, welche durch stille Pausen separiert waren. Dadurch weiß man, dass die Weibchen der Art *Chorthippus biguttulus* verschiedene Parameter in dem Gesang zu dessen Beurteilung nutzen (Elsner, 1974; v. Helversen und v. Helversen, 1983; v. Helversen, 1972; v. Helversen und v. Helversen, 1997, 1998). Zusätzlich zu den ethologischen gibt es auch viele neurobiologische Untersuchungen zu der Weibchenpräferenz dieser Art (Stumpner und Ronacher, 1991; Neuhofer et al., 2008; Ronacher et al., 2008; Ronacher und Krahe, 2000; Machens et al., 2001; Hennig et al., 2004; Creutzig et al., 2009, 2010).

Doch welche Parameter werden von den Weibchen bevorzugt? Ist der Grad des sexuellen Dimorphismus in *Chorthippus biguttulus* in den morphologischen Merkmalen abhängig von dem Paarungssystem dieser Art? Dieses Kapitel widmet sich der Präferenz der Weibchen für Gesangsmerkmale der Männchen im Test mit natürlichen Gesängen, der Weibchen-Morphologie und dem Sexualdimorphismus der Art.

5.2 Material und Methoden

5.2.1 Der Vergleich der Gesangsparameter und deren Varianzen von Männchen und Weibchen

Die Gesänge der Weibchen wurden während des Testens der Weibchenpräferenz aufgenommen (Kapitel 5.2.3). Die Auswertung der Weibchengesänge erfolgte mit dem Programm „Envelope-Analysis“ unter den gleichen Voraussetzungen wie die Männchengesänge (Kapitel 2.2.3).

Ob die Daten voneinander unabhängig waren, wurde mit Hilfe einer Hauptkomponentenanalyse untersucht.

Nachdem die Gesänge von 54 Männchen und 15 Weibchen aus dem Freiland Göttingens aufgenommen und analysiert wurden (s.o.), wurden die gewonnenen Daten beider Gruppen entweder mit einer ANOVA (normalverteilte Daten) oder einem Kruskal-Wallis Test (nicht normalverteilte Daten) miteinander verglichen.

5.2.2 Die Aufnahme der Morphologieparameter der Weibchen und Vergleich von Männchen und Weibchen sowie der Freiland- und der F1-Weibchen

Von 15 Weibchen der Göttinger Freiland-Population und 15 F1-Weibchen wurden drei Parameter der Morphologie aufgenommen. Es wurden die Breite der Thoraces und der Kopfkapseln und die Femurlängen aufgenommen. Hier wurde wie bei den Männchen verfahren (siehe Kapitel 3).

Um die Werte der Morphologieparameter der beiden Geschlechter und die der F1- und der Freiland-Gruppe miteinander zu vergleichen, führte ich entweder einen Ungepaarten t-test (normalverteilte Daten) oder einen Mann-Whitney-Test (nicht normalverteilte Daten) durch.

5.2.3 Das Testen der Weibchenpräferenzen

Das Erstellen der Reize aus Männchengesängen

Die Stimuli wurden mit einem LabView-Programm (R. M. Hennig) erstellt, welches die Umhüllende der aufgenommenen Gesänge digital abspeichert und mit einem einheitlichen flachen Frequenzspektrum von 5- 40 kHz füllt (v. Helversen und v. Helversen, 1998), welches dem der natürlichen Gesänge entspricht.

Jedes Signal stellte den gesamten Vers eines Männchens dar und die Intensität wurde für den stabilen Teil des Verses (vergleich Abbildung 2.1) auf 70 dB skaliert.

Die Quantifizierung der Antwortfrequenz der Weibchen auf Männchengesänge

Adulte virginelle Weibchen wurden in einen geschlossenen, mit schallreflektionsdämmenden Matten ausgekleidetem Kasten (35 x 57 x 40 cm) gesetzt, in dem sie auf einer präparierten Platte in einem Drahtkäfig mit frischem Gras platziert wurden. Von außen wurde die Kammer beleuchtet und auf $30^{\circ}\text{C} \pm 1$ erhitzt.

Die Playback-Männchengesänge und die Aufnahme des Weibchengesangs erfolgten über ein LabView-Programm (Programmierung: R. M. Hennig), welches den Reiz mit einer Rate von 100 kHz aus- und über eine D/A-Wandlerkarte (National Instruments, DAQ-M-Series PCI-625, 16 bit) an ein Verbindungsmodul (NI BNC-2110) weitergab. Ein digitaler Abschwächer (Heinecke) setzte das Signal auf die Intensität von 70 dB. Bevor das Signal ausgegeben wurde, erfolgte eine Verstärkung über einen Endstufen-Verstärker (Tucker-Davies Technologies: PA5). Die Ausgabe des Reizes erfolgte über einen Hochtון-Lautsprecher in die Testkammer. Der Lautsprecher war 20 cm von der Position des Käfigs mit dem Weibchen entfernt angebracht.

Mit einem Mikrofon (Frequenzbereich 0,03-18 kHz; Conrad-Elektronik), welches sich in einem Abstand von 2-4 cm von dem Weibchen befand, wurde die Reaktion des Weibchens aufgenommen, dann über einen Vorverstärker (Vivanco, MA 222) und ein Verbindungsmodul sowie eine A/D-Wandlerkarte (National Instruments, s.o.) an einen Computer übergeben. Die Abtastrate des Gesangs betrug 100 kHz.

Die Antwortreaktion eines Weibchens wird nicht nur von der Wirksamkeit einer Lautattrape, sondern auch von der Antwortbereitschaft des Versuchstiers, seiner Motivation, bestimmt. Das zu testende Weibchen, welches schon außerhalb der Versuchsausrüstung auf benachbarte Männchen antwortete, wurde in der Kammer platziert.

Jeder Reiz wurde dem Weibchen 18mal präsentiert, wobei jeder Versuchsdurchlauf mit einem attraktiven Reiz begann (30 rechteckmodulierte Silben, die mit weißem Rauschen von 5-30 kHz Träger gefüllt waren, mit Silben-/Pausendauern von 80 ms/12 ms, nach v. Helversen und v. Helversen 1998), der von dem Tier beantwortet werden musste, um das Abspielen der anderen Reize zu veranlassen. Provozierte die Positivkontrolle keinen Weibchengesang, so wurde dieser Reiz nach zwei Minuten Ruhe erneut gespielt, bis eine Reaktion detektiert wurde.

Die eigentlichen Versuchsreize wurden randomisiert abgespielt. Fünf Sekunden vor der Präsentation des Reizes und 20 Sekunden danach wurde aufgenommen, um Spontangesänge des Weibchens bzw. die Antwort zu detektieren. Ein Weibchengesang wurde erfasst, wenn die Amplitude des Signals im Mikrofon mindestens 12 mV betrug, die Dauer mindestens 400 ms lag und dem Frequenzspektrum eines Gesangs entsprachen.

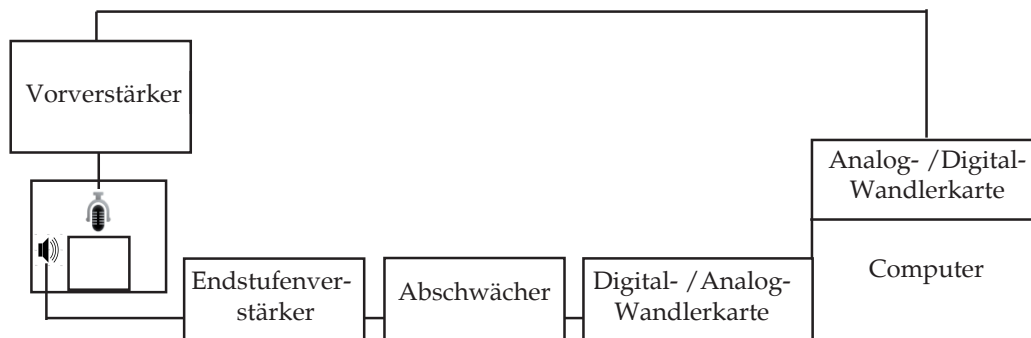


Abbildung 5.1: Die schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zur Quantifizierung der Weibchenpräferenz von *Chorthippus biguttulus*

So wurde verhindert, dass andere von dem Tier produzierte Laute, wie z.B. Fraßgeräusche, als Gesang erfasst wurden. Zwischen den Testreizen lag eine Pause von 30 s, so konnte sicher gestellt werden, dass der vorangegangene Reiz keinen Einfluss auf die Antwortbereitschaft des Weibchens auf den folgenden hat.

Zwischen den Testreizen wurde auch eine Negativkontrolle, ein Dauerrauschen ohne Amplitudenmodulation (4,5-30 kHz Träger), präsentiert, die von dem Weibchen während der 18 Wiederholungen höchstens zweimal beantwortet werden durfte. Übermotiviert Weibchen, die eine erhöhte Antwortbereitschaft auf diese Kontrolle zeigten, wurden bei der Analyse nicht berücksichtigt.

Die relative Antworthäufigkeit (=Antwortfrequenz) wurde in % errechnet.

$$\text{Antwortfrequenz} = 100 * \frac{\text{Anzahl}_{\text{Beantwortungen}}}{\text{Anzahl}_{\text{Reizpraesentationen}}}$$

Die Untersuchung der Weibchenpräferenzen

Die Präferenz von 15 Weibchen für die Verse von 40 Freiland-Männchen wurde getestet. Die Präferenz aller getesteten Weibchen wurde gemittelt (=mittlere Antwortfrequenz) und mit den Gesangsmerkmalen der Männchen sowie deren Morphologie-merkmalen entweder mit einer Pearson-Korrelation (normalverteilte Daten) oder einer Spearman-Korrelation (nicht normalverteilte Daten) auf Abhängigkeiten hin untersucht.

Da bei der Antwortfrequenz auf die getesteten Gesänge hohe Standardabweichungen von 17 bis 40% auftraten, wurden die Gesänge, die eine Standardabweichung der Antwortwahrscheinlichkeit von unter 30% hervorriefen, noch einmal separat betrachtet.

5.2.4 Der Vergleich der Antwortfrequenzen der Freiland- und der F1-Weibchen

Da nie die gleichen Männchengesänge an Freiland- wie an F1-Weibchen getestet wurden, habe ich hier die Antwortwahrscheinlichkeiten der Freiland-Weibchen auf die Freiland-Männchen und die Antwortfrequenzen der F1- auf die F1-Männchen mit ei-

nem Ungepaarten t-test auf Unterschiede getestet, da beide Datensätze normal verteilt waren.

5.2.5 Der Test auf assortative Verpaarung

Um zu testen, ob die Weibchen bevorzugt auf Männchen antworten, die ihnen in morphologischer Hinsicht besonders ähnlich sind, wurde dieser Test durchgeführt.

Fünfzehn Weibchen wurden vermessen und nach ihrer Kopfkapselbreite, Thoraxbreite und Femurlänge wurden ihnen Ränge von 1- 15 zugeteilt. Den zehn Männchen, deren Gesänge auf Präferenz dieser Weibchen getestet wurden, wurden je nach Kopfkapselbreite, Thoraxbreite und Femurlänge Ränge von 1 bis 10 zugeordnet. Nun wurde ausgewertet, welches Männchen (welcher Männchenrang) von jedem Weibchen am besten beantwortet wurde. Erhielten mehrere Männchen die höchste Antwortfrequenz, so wurden deren Ränge gemittelt. Anschließend wurden die Weibchen je nach Größe in drei gleichstark besetzten Gruppen, je nach Größe, eingeteilt und deren bevorzugte Männchenränge in einem Vergleich der Mittelwerte mit Hilfe einer ANOVA (Post-Hoc-Mehrfachvergleiche) oder eines Kruskal-Wallis-Tests (Post-Test: Dunn's-Test) miteinander verglichen. So ergaben sich drei Tests, einer für die Ränge nach Kopfkapselbreite, einer für die Thoraxbreite und einer für die Femurlänge.

5.3 Ergebnisse

5.3.1 Die Gesangsparameter der Weibchengesänge und der Vergleich der Werte von Männchen und Weibchen

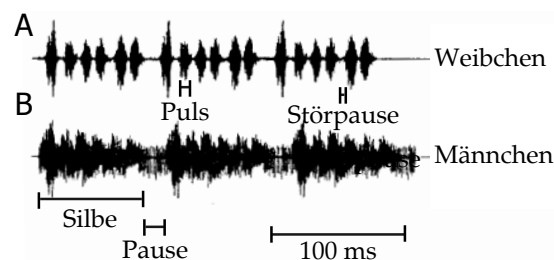


Abbildung 5.2: Die schematische Darstellung der Gesänge von Männchen und Weibchen der Art *Chorthippus biguttulus*.

Dargestellt sind die Umhüllende dreier Silben eines Weibchens (A) und eines Männchens (B), nach Ronacher und Krahe (1998)

Die Weibchen produzierten bei 30°C mittlere Onsetwerte von 6,1 dB mit einer Standardabweichung von 0,43 und durchschnittliche Offsetwerte von $-10,05 \pm 3,1$ dB. Die Silbendauer betrug $72,2 \pm 11,6$ ms und die Pausendauer $16,8 \pm 2,7$ ms. Die Periode war 89 ± 12 ms lang und das Silben-Pausen-Verhältnis betrug $4,4 \pm 1$. Die maximale Störpau-sentiefe der Weibchen erreichte einen durchschnittlichen Wert von $0,74 \pm 0,17$ V, während die durchschnittliche Onset-Anstiegsdauer $7,9 \pm 1,1$ ms betrug. Der Vers war im Durchschnitt $1,1 \pm 0,06$ s lang.

Nach der Hauptkomponentenanalyse fanden sich drei Hauptkomponenten, die 74% der Varianz der Daten erklärten. Die erste Komponente beinhaltete Silbendauer, Peri-

odendauer und Silben-Pausen-Verhältnis (Parameter mit einem Eigenwert >0,3). Die zweite Komponente inkludierte Periode, Silbe, Pause und die maximale Störpausentiefe und erklärte 22,8%, während der Onset, der Offset und die Onset-Anstiegsdauer die dritte Komponente erklärten.

Tabelle 5.1: Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Gesangsparameter der Freiland-Weibchen
N=15

Eigenwert	3,2421	2,0523	1,3700
Anteil	0,360	0,228	0,152
Kumulativ	0,360	0,588	0,740
Variable	Faktor1	Faktor2	Faktor3
Onset (db)	0,205	-0,290	0,478
Offset (db)	0,240	0,267	-0,626
Periode (ms)	-0,412	0,433	0,166
Silbendauer (ms)	-0,478	0,317	0,160
Pausendauer (ms)	0,218	0,574	0,048
Silbe/Pause	-0,514	-0,171	0,081
Dauer Onsetanstieg (ms)	0,227	0,207	0,445
maximal Störpausentiefe (V)	0,266	0,372	0,278
Versdauer (ms)	-0,261	0,127	-0,207

Bei dem Vergleich der Gesänge der Weibchen und Männchen zeigten sich weder Unterschiede in der Silben- (Mann-Whitney Test: $p=0,566$) noch der Pausendauer (Ungepaarter t-test: $p=0,221$), dadurch bedingt gab es ebenfalls keine signifikanten Unterschiede in der Periode (Mann-Whitney Test: $p=0,49$) und dem Silben-Pausen-Verhältnis (Mann-Whitney Test: $p=0,657$) beider Geschlechter.

Der Onset beider Gruppen war ähnlich (Ungepaarter t-test: $p=0,693$), während der Offset bei den Männchen signifikant tiefer war als der der Weibchen (Mann-Whitney Test: $p=0,035$). Die maximale Störpausentiefe in den Gesängen der Weibchen war signifikant tiefer als in denen der Männchen (0,43 V, Mann-Whitney Test: $p<0,0001$), auch die Onset-Anstiegsdauer wies signifikante Unterschiede auf. Die Männchen zeigten mit 9,4 ms eine signifikant längere Anstiegsdauer als die Weibchen (Mann-Whitney Test: $p=0,044$). Der Vers der Männchengesänge war mit 2,6 s mehr als doppelt so lang wie der der Weibchengesänge (Ungepaarter t-test: $p<0,0001$).

Die interindividuelle Varianz für den Onset der Weibchen lag mit 7% unter dem der Männchen (15%). Die Männchen zeigten eine intraindividuelle Varianz von 27% für den Offset, während die Weibchen einen Wert von 31% aufwiesen. Der CV für Periode, Silben- und Pausendauer lag bei den Weibchen bei 14, 16 und 16%, während die Männchen 10, 17 und 25% erreichten. Die Varianz des Silben-Pausen-Verhältnisses schwankte bei den Weibchen intraindividuell um 23% und bei den Männchen um 50%.

Der CV der maximalen Störpausentiefe erreichte einen Wert von 23% bei den Weibchen und 28% bei den Männchen.

Die intraindividuelle Varianz der Weibchen lag für den Onset bei 10% und für den Offset bei 14%. Beide Werte unterschieden sich damit signifikant von denen der Männchen (Onset: 15%, Offset: 26%, jeweils Mann-Whitney Test: $p<0,0001$).

Für die Varianz der Periode, Silben- und Pausendauer erhielt man bei den Weibchengesängen Werte von 10, 12 und 12%. Bei einem statistischem Vergleich der Varianzen der Periode, der Silbendauer und des Silben-Pausen-Verhältnisses von Männchen und

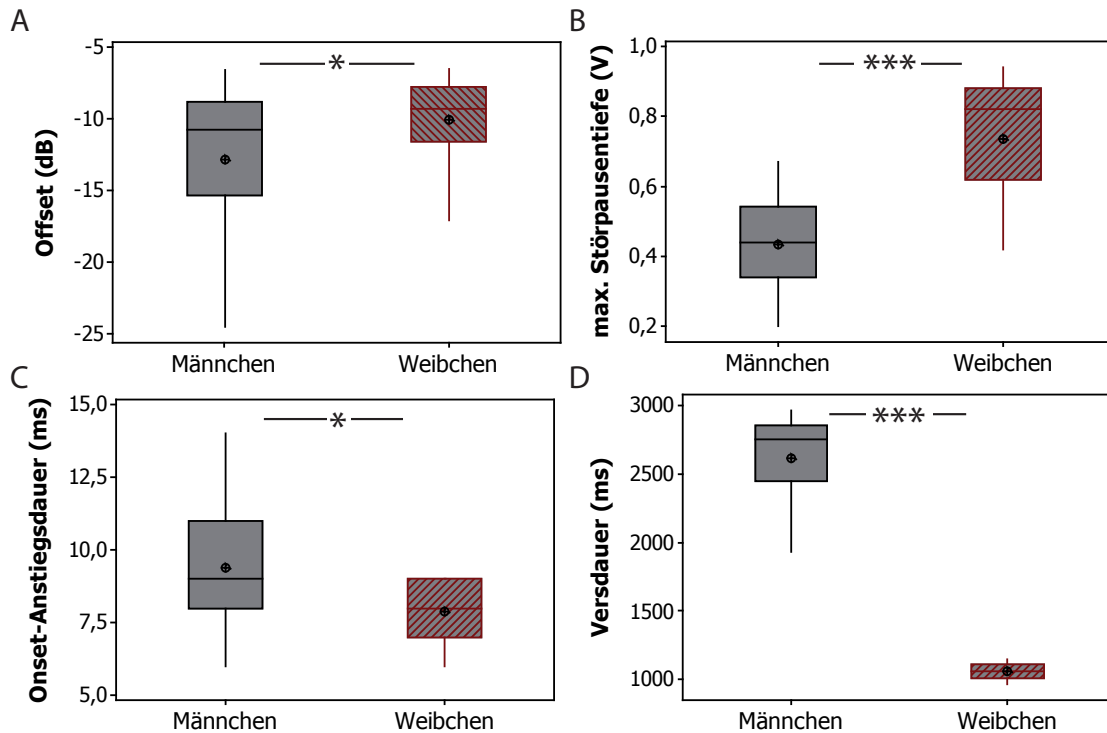


Abbildung 5.3: Die Gesangsmerkmale der Männchen und Weibchen der Art *Ch. biguttulus* im Vergleich.

Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Offset (A), maximale Störpauzentiefe (B), Onset-Anstiegsdauer und Versdauer (D) der Männchen und Weibchen (aufgenommen bei 30°C) im Vergleich; N=54 Männchen, 15 Weibchen pro Gruppe

Weibchen ergaben sich in diesen Parametern keine signifikanten Unterschiede (jeweils Mann-Whitney Test: $p=0,821$; $p=0,156$, $p=0,971$). Die intraindividuelle Varianz der Pausendauer war bei den Weibchen mit 12% signifikant geringer als bei den Männchen (25%, Mann-Whitney Test: $p<0,001$).

5.3.2 Die Morphologieparameter der Weibchen und der Vergleich der Werte von Männchen und Weibchen

Die Weibchen hatten Kopfkapselbreiten von 2,23 mm bis 2,93 mm (durchschnittlich 2,48 mm). Die Thoraxbreiten erreichten einen durchschnittlichen Wert von 2,37 mm, während die Femora im Mittel 10,06 mm lang waren (siehe Abbildung 5.4). Alle drei berücksichtigten Parameter waren voneinander unabhängig.

Die Kopfkapseln der Weibchen waren signifikant breiter und die Femora waren wesentlich länger als die der Männchen (Mann-Whitney Test: $p=0,0003$; Ungepaarter t-test mit Welch-Korrektur: $p<0,0001$), während die Breiten der Thoraces von Männchen und Weibchen sich im Mittel kaum unterschieden (Mann-Whitney Test: $p=0,432$, vergleiche Daten in Kapitel 3).

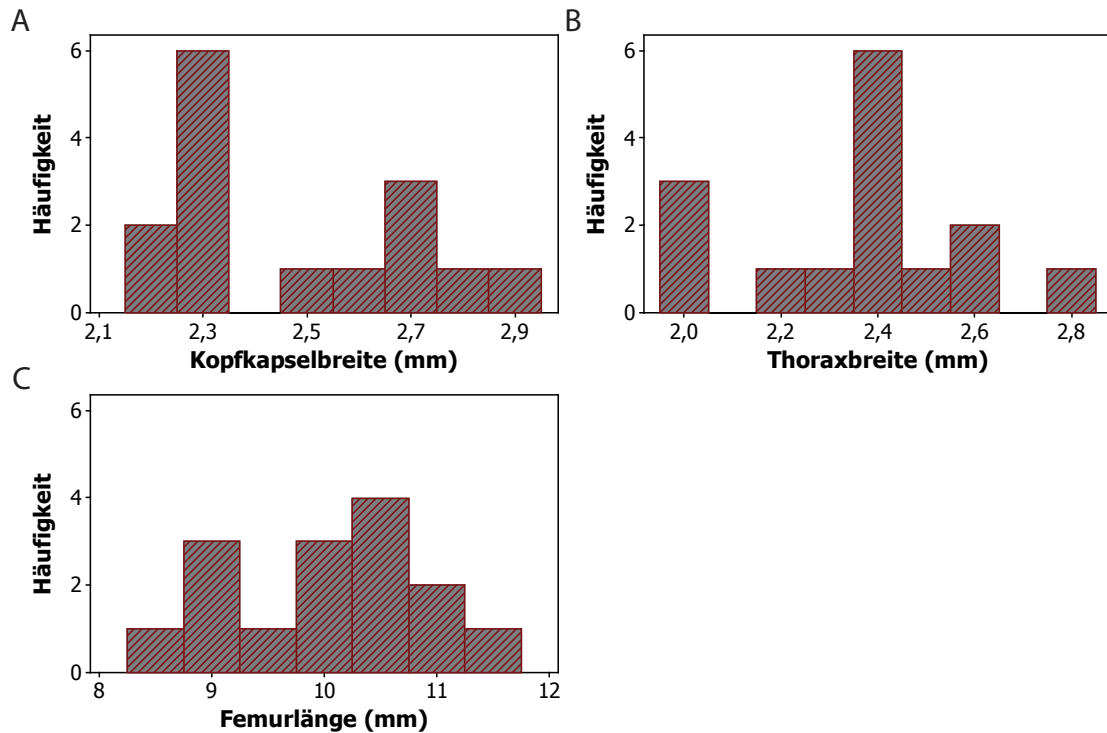


Abbildung 5.4: Die Morphologieparameter der Freiland-Weibchen aus Göttingen. Dargestellt sind die Häufigkeitsverteilungen für die Parameter Kopfkapselbreite (A), Thoraxbreite (B) und Femurlänge (C), N=15

5.3.3 Die Morphologieparameter der F1- und der Freiland-Weibchen im Vergleich

Die Morphologieparameter der Weibchen aus dem Freiland und der F1-Population unterschieden sich weder in der Kopfkapselbreite (Mann-Whitney Test: $p=0,678$), der Thoraxbreite (Ungepaarter t-test: $p=0,644$) noch der Femurlänge (Ungepaarter t-test: $p=0,928$).

5.3.4 Die Abhängigkeiten zwischen Morphologie und Gesang der Weibchen

Bei der Untersuchung auf quantitative Abhängigkeiten zwischen den drei untersuchten Morphologiemerkmalen und den Gesangsmerkmalen der Freiland-Weibchen ließ sich eine Korrelation zwischen der Femurlänge und der Periode (Pearson: $r=0,539$, $p=0,038$) ermitteln.

5.3.5 Die Präferenz der Weibchen für bestimmte Gesangsmerkmale

Die Präferenz der Weibchen für einzelne Gesangsmerkmale

In Playback-Versuchen wurde die Präferenz der Weibchen auf verschiedene natürliche Männchengesänge getestet. Korrelierte man die mittlere Weibchenantwortfrequenz mit den Gesangsparametern der 40 Männchen unterschiedlicher Populationen,

so ließ sich erkennen, dass die Antwortfrequenzen der Weibchen mit stärkerem Offsetwert und länger werdenden Perioden sowie Silben zunehmen. Außerdem wurden längere Verse stärker beantwortet. Korrelationen gab es ebenfalls zwischen der Antwortfrequenz und der Onset-Anstiegsdauer ebenso wie der maximalen Störpausentiefe (siehe Tabelle 5.2 und Abbildung 5.5). Die Parameter Onset, Pausendauer sowie Silben-Pausen-Verhältnis zeigten keine Abhängigkeiten mit dem ermittelten Antwortverhalten der Weibchen (Tab. 5.2). Es waren keine Korrelationen zwischen der mittleren Antwortfrequenz der Weibchen und den Varianzen der einzelnen Gesangsparameter festzustellen.

Wurde die Untersuchung auf die 24 Gesänge, bei denen die Standardabweichung der Antwortfrequenz weniger als 30% betrugen, beschränkt, ergaben sich keine Korrelationen.

Korreliert man die Antwortwahrscheinlichkeiten der Freiland-Weibchen ausschließlich mit den Gesangsparametern der Männchen der eigenen Population, ergeben sich signifikante Korrelationen zwischen der Frequenz und dem Onset (Pearson: $r=0,721$, $p=0,019$) und dem Silben-Pausen-Verhältnis (Spearman: $r=-0,697$, $p=0,03$). Mit abnehmender Silbendauer oder zunehmender Pausendauer im Gesang steigt also die Antwortwahrscheinlichkeit.

Korrelationen mit den anderen Parametern wie Offset (Pearson: $r=-0,099$, $p=0,786$), Periodendauer (Pearson: $r=-0,17$, $p=0,64$), Silben- und Pausendauer (Pearson: $r=-0,454$, $p=0,188$; $r=0,402$, $p=0,249$), Versdauer, Rampendauer, Onset-Anstiegsdauer sowie maximale Störpausentiefe ließen sich bei dieser Analyse nicht erkennen.

Tabelle 5.2: Die Korrelation der Gesangsdaten mit der mittleren Antwortfrequenz der Freiland-Weibchen.

Dargestellt sind die mit der mittleren Antwortfrequenz korrelierten Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p ; $N=15$ Weibchen, 40 Männchen-Gesänge

Parameter	statistischer Test	r	p
Onset (db)	Pearson	0,053	0,746
Offset (db)	Spearman	-0,312	0,05
Periode (ms)	Pearson	0,365	0,021
Silbendauer (ms)	Pearson	0,343	0,03
Pausendauer (ms)	Pearson	0,220	0,173
Silbe/Pause	Spearman	-0,034	0,835
Versdauer (ms)	Spearman	0,341	0,032
Dauer der Rampe (ms)	Spearman	0,106	0,517
Onset-Anstiegsdauer (ms)	Spearman	0,327	0,040
maximale Störpausentiefe (V)	Spearman	-0,365	0,023
CV Onset (%)	Pearson	-0,246	0,126
CV Offset (%)	Pearson	-0,257	0,109
CV Periode (%)	Pearson	-0,077	0,635
CV Silbendauer (%)	Pearson	-0,261	0,104
CV Pausendauer (%)	Spearman	-0,206	0,203
CV Silbe/Pause (%)	Pearson	-0,086	0,597

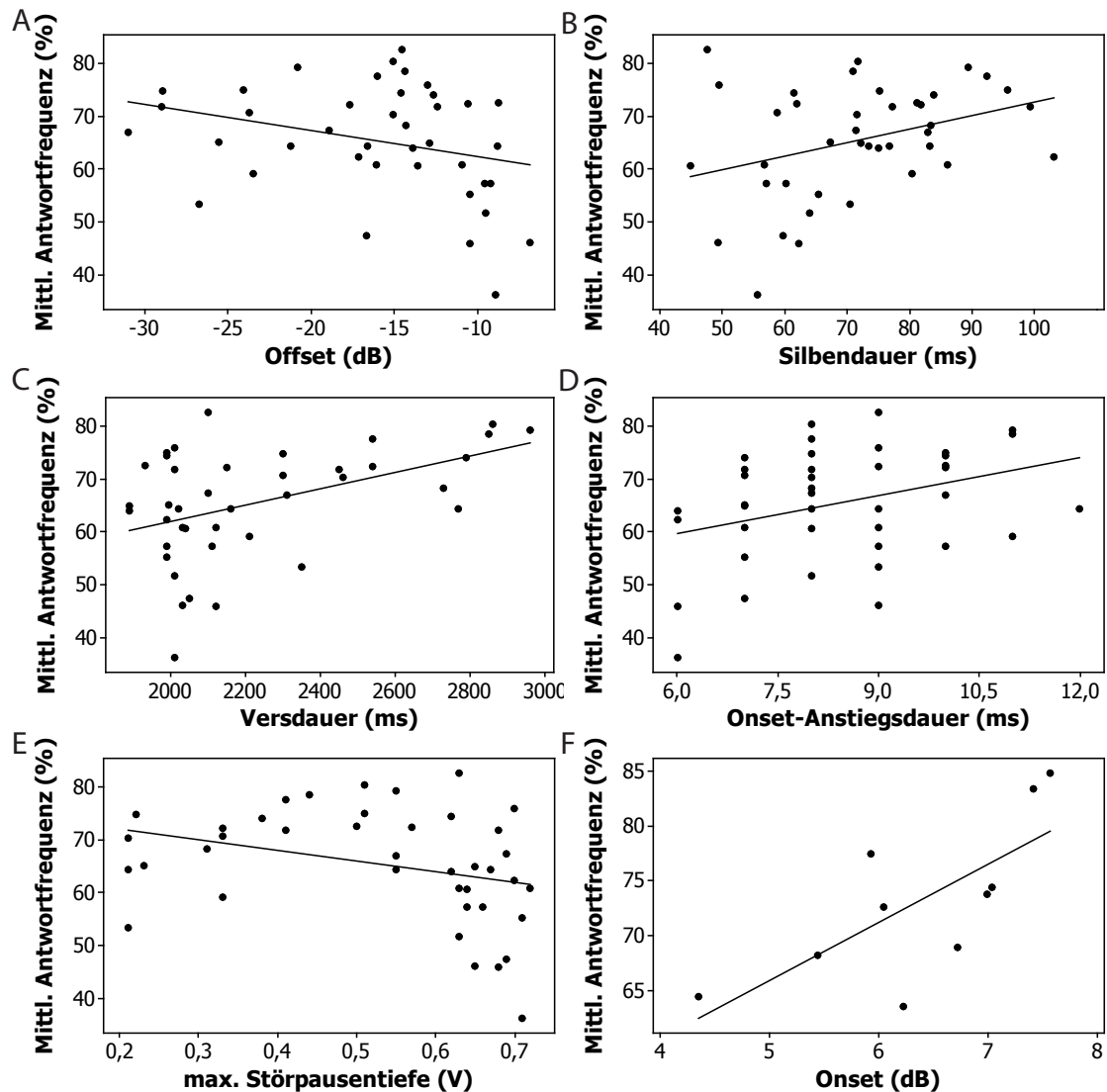


Abbildung 5.5: Die Antwortfrequenz der Weibchen auf Männchengesangsmerkmale.

Dargestellt sind die Antwortfrequenz der Weibchen aufgetragen gegen die Gesangsparameter der Männchen aus verschiedenen Populationen Offset (Spearman: $r=-0,312$, $p=0,05$; A), Silbendauer (Pearson: $r=0,343$, $p=0,03$; B), Versdauer (Spearman: $r=0,341$, $p=0,032$; C), Onset-Anstiegsdauer (Spearman: $r=0,327$, $p=0,04$; D) und maximale StörpauSENTIEFE (Spearman: $r=-0,365$, $p=0,023$; E); $N=15$ Weibchen, 40 Männchengesänge, sowie gegen den Gesangsparameter Onset populationseigener Männchengesänge (Pearson: $r=0,721$, $p=0,019$; F) (aufgenommen bei 30°C); $N=15$ Weibchen, 10 Männchengesänge, mit jeweiliger Regressionsgerade

Bei der getesteten F1-Population (N=15) ließ sich eine Korrelation zwischen Onset und Antwortfrequenz zeigen (Pearson: $r = 0,381$, p -Wert = 0,05). Weder die anderen Gesangsmerkmale wie Offset (Pearson: $r = -0,266$, $p = 0,179$), Periode, Pausen- und Silbendauer (jeweils Pearson: $r = 0,171$, $p = 0,394$; $r = 0,033$, $p = 0,871$; $r = 0,117$, $p = 0,562$) und deren Verhältnis (Spearman: $r = -0,007$, $p = 0,974$) oder die Varianzen dieser Parameter zeigten eine Korrelation mit der Antwortwahrscheinlichkeit.

Die Präferenz der Weibchen für kombinierte Gesangsmerkmale

Kombinierte man die Gesangsparameter Periode, maximale Störpausentiefe, Silben- und Versdauer nach deren Gewichtungen in der Hauptkomponentenanalyse (Faktor1, einbezogen wurden nur Parameter mit einem Wert von über 0,2: Kombinationswert1 = $0,425 \cdot \text{Periode} - 0,39 \cdot \text{Silbendauer} - 0,37 \cdot \text{Versdauer} - 0,344 \cdot \text{maximale Störpausentiefe}$), so ergab sich nach der Korrelation des Kombinationswertes 1 und der mittleren Antwortfrequenz ein Korrelationskoeffizient von -0,448 und ein Signifikanzwert von 0,004 (Spearman).

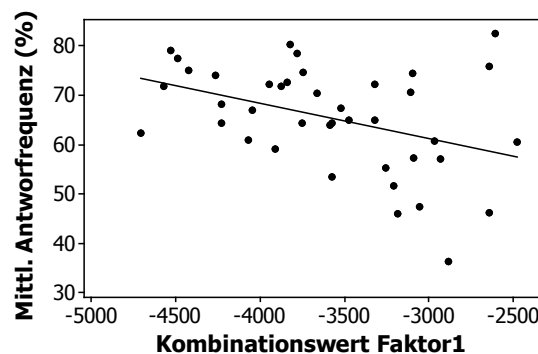


Abbildung 5.6: Die Antwortfrequenz der Weibchen auf einen Kombinationswert.

Dargestellt sind die Antwortfrequenz der Weibchen aufgetragen einen nach einer Hauptkomponentenanalyse aus 40 populationsgemischten Gesängen ermittelten Kombinationswert (Pearson: $r = -0,448$, $p = 0,004$) mit Regressionsgerade; N=15 Weibchen

5.3.6 Die interindividuelle Varianz der Weibchen-Präferenz und Unterschiede der Antwortfrequenzen der Weibchen der Freiland- und der F1-Population

Es gab zwischen der mittleren Antwortfrequenz der 15 F1-Weibchen (Antworten auf 27 Gesänge) und den 15 Freiland-Weibchen (40 Männchengesänge), die in diese Analyse eingegangen sind, keinen signifikanten Unterschied (Einfache ANOVA: $p = 0,122$).

Die interindividuelle Varianz der Weibchen auf die angebotenen Reize betrug im Mittel über die 40 Reize 46%. Der Minimalwert lag bei 21%, während die Weibchenpräferenz bei einem Reiz eine Varianz von 86% aufzeigten.

Es fanden sich Korrelationen zwischen der interindividuellen Varianz der Antwortfrequenz der Weibchen und der Periodendauer (Pearson: $r = -0,35$, $p = 0,027$), der Silbendauer (Pearson: $r = -0,323$, $p = 0,042$), der maximalen Störpausentiefe (Spearman: $r = 0,383$,

$p=0,015$) und tendenziell der Versdauer (Spearman: $r=-0,29$, $p=0,07$) und der Onset-Anstiegsdauer (Spearman: $r=-0,31$, $p=0,054$). Die Antwortfrequenz (Pearson: $r=-0,967$, $p<0,0001$) war mit der Varianz korreliert, wodurch sich die vorher genannten Abhängigkeiten erklären.

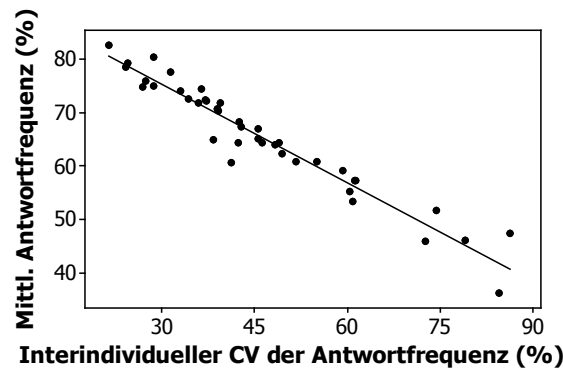


Abbildung 5.7: Die Abhängigkeit der Varianz der Weibchenantwortfrequenz von der Antwortfrequenz.

Dargestellt sind die Antwortfrequenz der Weibchen aufgetragen gegen die interindividuelle Varianz mit Regressionsgerade, Pearson: $r=-0,967$, $p<0,0001$; $N=15$ Weibchen, 40 Männchengesänge

5.3.7 Die Abhängigkeiten zwischen der Antwortfrequenz der Weibchen auf die Gesänge und der Morphologie des singenden Männchens

Gesänge von populationseigenen Freiland-Männchen mit hohem Femurgewicht provierten eine höhere Antwortfrequenz der Weibchen (Pearson: $r=0,657$, $p=0,039$). Dieser Morphologieparameter korrelierte positiv mit dem Onset (Pearson: $r=0,732$, $p=0,016$), der ebenfalls eine Abhängigkeit mit der mittleren Antwortfrequenz der Weibchen aufwies. Die anderen Morphologiemerkmale wie Femurlänge, Femurbreite, Thoraxbreite und Kopfkapselbreite zeigten einzeln keinerlei Korrelationen mit der Antwortwahrscheinlichkeit auf die Gesänge der zugehörigen Männchen (siehe Tabelle im Anhang).

Prüfte man diese Zusammenhänge bei der F1-Population, konnte man eine Tendenz zur positiven Abhängigkeit zwischen Antwortfrequenz und Femurlänge (Pearson: $r=0,502$, $p=0,07$) und dem Gewicht des Femurs (Pearson: $r=0,473$, $p=0,088$) sowie eine signifikante Korrelation mit der Femurbreite (Pearson: $r=0,554$, $p=0,044$) finden.

Die übrigen Weibchenpräferenzen waren von den Morphologieparametern unabhängig.

5.3.8 Die assortativen Verpaarungen

Die Weibchen mit den größten Kopfkapseln bevorzugten keine anderen Männchen als die Weibchen mit mittleren oder kleinen Kopfkapselbreiten, denn der Vergleich der am besten beantworteten Männchen unterschied sich laut ANOVA ($p=0,518$, siehe Abb. 5.8) kaum. Ähnliche Ergebnisse ergaben sich, wenn man den Test auf die Thoraxbreite (Kruskal-Wallis Test: $p=0,718$) und die Femurlänge (Kruskal-Wallis Test: $p=0,318$) bezog.

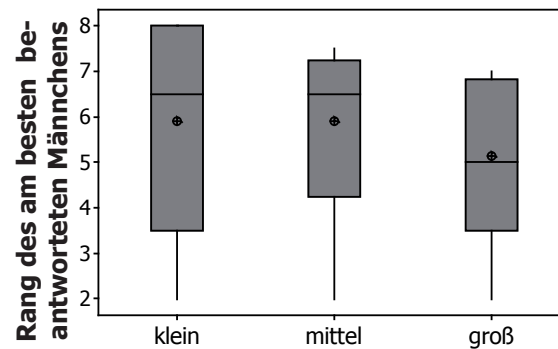


Abbildung 5.8: Die Ergebnisse des Tests auf assortative Verpaarung nach Kopfkapselbreite.

Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter mittlere Männchenränge, die von den Gruppen kleiner, mittlerer und großer Weibchen am besten beantwortet werden, je kleiner der Rang der Männchen, desto kleiner das Männchen; ANOVA: $p=0,518$; $N=10$ Männchen, 5 Weibchen pro Gruppe

5.4 Diskussion

In diesem Kapitel konnte ich zeigen, dass der Gesang der Weibchen signifikante Unterschiede der Offsetwerte, der maximalen Störpausen und der Onset-Anstiegslängen im Vergleich zu den Männchengesängen aufwies. Die intraindividuelle Varianz der Onsets, der Offsets und der Silben-Pausen-Verhältnisse sowie der interindividuelle CV des Silben-Pausen-Verhältnis war in beiden Geschlechtern signifikant verschieden. Auch die Kopfkapselbreiten und Femurlängen der Weibchen und der Männchen zeigten Unterschiede.

Die Freiland-Weibchen präferierten Männchengesänge mit tiefem Offset, hohem Onset, großem Silben-Pausen-Verhältnis, langer Silben- und daraus resultierend langer Periodendauer sowie Gesänge mit langen Versen bzw. Rampen.

Es war nicht festzustellen, dass die Weibchen eine assortative Verpaarung vorziehen.

5.4.1 Der Sexualdimorphismus von *Chorthippus biguttulus*

Wir finden einen relativ stark ausgebildeten Sexualdimorphismus in der Morphologie und dem Gesang der Art *Chorthippus biguttulus*.

Es gibt zwei, nicht ganz voneinander abgrenzbare, Hypothesen für selektive Faktoren, welche zu Sexualdimorphismen führen. Die erste besagt, dass die Selektion, die wir vor allem in Arten mit kompetitiven oder kooperativen Interaktionen zwischen Männchen und Weibchen finden (Shine, 1989; Mueller, 1990), verantwortlich ist. Wenn beispielsweise die Partner eines Paares bei koordinativen Aktivitäten kooperieren, könnten die Konsequenzen für die Fitness dieser Aktivität eine Funktion der Richtung und Stärke der Differenz beider Geschlechter sein. Selektion in diesem Kontext könnte Paarungspräferenzen fördern, welche zu assortativen Verpaarungen führen. Die zweite Hypothese begründet den Dimorphismus damit, dass die Selektion unabhängig auf beide Geschlechter wirkt und so verschiedene Größen oder Formen hervorbringt (Maynard Smith et al., 1985; Slatkin, 1984; Shine, 1989). Der Selektions-

druck auf Männchen und Weibchen ist wegen der verschiedenen sexuellen Strategien häufig sehr unterschiedlich (Trivers, 1972). Männchen werden häufig zum Subjekt sexueller Selektion durch Weibchenwahl oder intrasexuellen Wettkampf (z.B. Moore, 1990), während die Selektion häufig Weibchen mit hoher Fekundität und Lebensfähigkeit fördert.

So kann es zu ausgeprägten Dimorphismen kommen, je nach Umweltbedingungen und Grad der Unterschiede beider Lebensstile.

Der Sexualdimorphismus in der Morphologie

Bei *Chorthippus biguttulus* sind die Weibchen größer als die Männchen, was zwei der von mir untersuchten Merkmale betrifft. Eigene Beobachtungen zeigten, dass die Weibchen nicht länger, sondern häufig kürzer in der Nymphenphase verbleiben. Die Ursache für den Dimorphismus hängt somit nicht mit der Entwicklungszeit zusammen.

Wir finden in fast allen Tierarten Unterschiede in den morphologischen Merkmalen der Geschlechter hinsichtlich der Größe. In den meisten Arten sind die Weibchen größer (Ghiselin, 1974). Dies trifft auf fast alle Invertebraten und niedere Vertebraten zu. Dies lässt sich nach Aussagen von Darwin (1871), Reznick (1985) und Shine (1988) auf die Tatsache zurückführen, dass Weibchen viele ihrer Ressourcen in die Nachkommen geben und die Selektion auf große Weibchen wirkt, da diese mit Fekundität und Viabilität korreliert (Rutowski et al., 1987). So produzieren größere Weibchen eine größere Anzahl von Eiern (Salthe und Mecham, 1974). Dies konnte auch bei *Chorthippus biguttulus* gezeigt werden (Kriegbaum, 1997).

Der Sexualdimorphismus in der Gesangserzeugung und der Gesangsrezeption

In Arten, in denen auch die Weibchen singen, korreliert dies oft mit umgekehrten Geschlechterrollen. Bei Vögeln findet man viele Arten, in denen die Partner im Duett singen. Häufig tritt ein Wechselgesang in monogamen Arten auf, um das Territorium gemeinsam zu verteidigen und miteinander zu kommunizieren (Farabaugh, 1982). In Arten mit umgekehrter Geschlechterrolle zeigen die Weibchen mehr akustische Aktivitäten als Männchen (Thorpe, 1961). Doch auch in Arten mit traditionellen Geschlechterrollen, wie bei einigen Vögeln (Rotschulterstärklingen, Rotkehlchen) sowie Gomphocerinen Heuschrecken tritt dieses Phänomen des Duetts auf und hier handelt es sich um Resultate der natürlichen und der sexuellen Selektion (Beletzsky, 1983; Schwabl, 1992).

Da Gesänge nicht nur die Information der Artzugehörigkeit, sondern auch der Geschlechtszugehörigkeit beinhalten sollten, ist ein Unterschied in den Gesängen beider Geschlechter zu erwarten. Dieser Dimorphismus tritt auf, obwohl die Gesänge beider Geschlechter durch homologe Bewegungs- und Strukturmuster erzeugt werden. Beide erzeugen jedoch Signale, die sich in Dauer, Intensität, Störpausentiefe und -dauer der Silben, Anstiegsdauer der Pulse und im Frequenzspektrum unterscheiden (v. Helversen und v. Helversen, 1997; Jacobs, 1953). Auffallend sind die unterschiedlichen Ergebnisse meiner Studie zu den Resultaten der Versuche von v. Helversen und v. Helversen (1997), was die Onset-Anstiegsdauern der Männchen- und Weibchengesänge im Vergleich betrifft. Die Männchen produzierten während meiner Tests länger andauernde

Onset-Anstiege als die Weibchen. Worauf diese Unterschiede zurückzuführen sind, ist unklar. Die Ergebnisse, die die Unterschiede zwischen den Geschlechtern in den Gesangsparametern Versdauer und Störpausentiefe, welche ich herausfand, entsprechen denen der Literatur.

Die Weibchen zeigten eine klare Präferenz für Gesänge, die akzentuierte Offsets sowie lange Silben und Perioden enthielten. Gesänge, deren Onset-Anstieg und Versdauer länger war, wurden ebenso besser beantwortet wie Gesänge, die kleinere maximale Störpausen aufwiesen. Bei der ausschließlichen Betrachtung der populationseigenen Gesänge bevorzugten die Göttinger Weibchen hohe Onsets und hohe Silben-Pausen-Verhältnisse (lange Silben mit kurzen Pausen).

Dies entspricht zum Teil den Ergebnissen von Balakrishnan und v. Helversen (2001), die mit artifiziellen Gesangsattrappen nachwiesen, dass ein akzentuierter Onset eine erhöhte Antwortfrequenz auslöst. Akzentuierte Offsets hingegen wurden von Balakrishnan und v. Helversen (2001) als nicht notwendig beschrieben. Die Weibchen meiner Versuche antworteten jedoch auf tiefere Offsets besser als auf weniger akzentuierte Pausen. Onset und Offset-Detektierbarkeit stehen im Verdacht, die Silbenerkennung zu verbessern. Je höher der Onset, desto einfacher ist es für das Weibchen, den Silbenanfang zu erkennen.

v. Helversen und v. Helversen (1997) zeigten, dass Weibchen ein bestimmtes Silben-Pausen-Verhältnis zur Arterkennung nutzen und Gesänge mit sehr lange Pausendauern (>40 ms) und ohne jegliche Pausen abgelehnt werden. Diese Pausendauern traten bei keinem der von mir verwendeten Gesänge auf. Dass die Antwortfrequenz der Weibchen in meinen Versuchen mit steigendem Wert für das Silben-Pausen-Verhältnis ansteigt und auch Werte von über 10 beantwortet werden, widerspricht vorhergegangenen Versuchen. Bisher galt die Annahme, dass dieses Verhältnis zwischen 1-5 liegen muss, um eine Antwort zu provozieren (v. Helversen, 1972).

Die positive Abhängigkeit zwischen Versdauer und Antwortbereitschaft in meinen Ergebnisse ist ebenfalls verwunderlich. Alle Versdauern liegen oberhalb der Mindestdauer von 1 Sekunde (v. Helversen, 1972), so dass eine Korrelation nicht zu erwarten war. Es ist denkbar, dass die Versdauer immer mit der bestimmten Produktion anderer attraktiver Gesangsparameter korreliert und so die Abhängigkeit ein Nebenprodukt ist.

Die Göttinger Weibchen bevorzugten Gesänge mit langen Silben (=Perioden). Hierzu gibt es keine Literaturangaben. Es fanden sich Korrelationen zwischen der Antwortfrequenz der Weibchen und der Gesangsparameter Offset, Periode, Silbendauer, Versdauer, Onset-Anstiegsdauer und maximaler Störpausentiefe. Da diese Gesangsparameter z.T. auch miteinander korreliert sind, ist es schwer auszumachen, auf welche dieser Merkmale die Weibchen selektieren, oder ob es multiple Korrelationen (wie am Beispiel in Abbildung 5.5 B gezeigt wurde) gibt. Man müsste mit artifiziellen Gesängen erneut ethologisch und eventuell auch neurobiologisch testen, welche einzelnen Gesangsparameter einen echten Einfluss mit der Antwortfrequenz haben.

Wittmann et al. (2010) erzeugten ein Modell, mit dem sie 87% der Varianz der Antwortfrequenz der Weibchen von *Chorthippus biguttulus* auf artifizielle Reize mit einem neurobiologischen Modell erklärten. In dieses Modell fließen Silbendauer, Pausendauer, Onset-Anstiegsdauer, Störpausen, ein Onset am Ende der Silbe, der Grad der Onsetstörung und die Länge der Silbe ohne Onset als Merkmale in verschiedenen Gewich-

tungen ein.

Durch die Präferenz bestimmter Gesänge bevorzugten die Weibchen Männchen mit längeren und breiteren Beinen. Die Bevorzugung großer Männchen findet man auch in anderen Arten, wie zum Beispiel bei den Spinnen *Stegodyphus lineatus* (Maklakov et al., 2006) und den Grillenarten *Acheta domesticus* (Gray, 1997), *Gryllus bimaculatus* (Simmons, 1988b), *G. campestris* (Simmons und Zuk, 1992), sowie *G. integer* (Cade und Cade, 1992). Häufig spielen hier intrasexuelle Interaktionen eine Rolle (Clutton-Brock et al., 1977; Anderson, 1994), wie wir sie bei *Chorthippus biguttulus* nicht finden. Die Auswahl dieser Männchen könnte für die Weibchen aus zwei Gründen wichtig sein:

1. Wenn die Körpergröße vererbt wird, wie es bei *Gryllus bimaculatus* von Simmons (1987) gezeigt werden konnte, haben die Weibchen, die größere Männchen wählen, fruchtbarere Töchter und attraktiver singende Söhne. Das Gleiche gilt für die Immunkompetenz.

2. Die Verpaarung mit gesunden Partner führt zu mehr befruchteten Eiern, die ein geringeres Infektionsrisiko aufweisen. Wählt ein Weibchen ein gesundes Männchen, so kann es einen direkten Vorteil für das Weibchen haben.

Die Männchen können weitere phänotypische Merkmale mit dem Gesang übermitteln. So fand ich heraus, dass diese attraktiv singenden Männchen ein stärkeres Immunsystem aufweisen (siehe Kapitel 4). Größere Männchen der Arten *Acheta domesticus* und *Gryllus campestris* leben länger als kleinere Artgenossen (Gray, 1997; Simmons, 1995) und für einige Arten konnte gezeigt werden, dass größere Männchen größere Spermatophoren bilden (*Acheta domesticus*: Gray 1997).

Schon in früheren Studien wurde deutlich, dass Präferenzmessungen im Labor stark von den Messungen im Freiland abweichen (zusammengefasst in Rheinlaender und Römer, 1986). Bei den Untersuchungen an *Chorthippus biguttulus* stellte sich heraus, dass das Silben-Pausen-Verhältnis wichtig für die Artunterscheidung ist (v. Helversen (1972); AN12 Creutzig et al. (2009, 2010)). Anfang und Ende dieser zeitlichen Parameter lassen sich von Weibchen durch hohe Onsets und akzentuierte Offsets, die wiederum für eine erhöhte mittlere Amplitude der Silbe sprechen, besonders gut wahrnehmen. Im Freiland, wo das extrinsische Rauschen durch abiotische und biotische Faktoren sehr viel größer ist als unter den Versuchsbedingungen während meiner Arbeit, sind diese Merkmale vermutlich wesentlich wichtiger, um eine Antwort des Weibchens zu provozieren.

Nicht vollkommen auszuschließen ist die Möglichkeit, dass neben den akustischen Hinweisen auch chemische oder visuelle Merkmale des Männchens zur Qualitätsbestimmung durch das Weibchen verwendet werden. Da diese den Tieren im Labor nicht zur Verfügung stehen, ist nicht klar, ob die Männchen, deren Gesänge im Experiment beantwortet werden, tatsächlich im Freiland zur Paarung kommen würden. Doch in Hybdrisierungsversuchen konnte festgestellt werden, dass sich die Weibchen mit artfremden Männchen paaren, wenn ihnen arteigene akustische Signale präsentiert werden (v. Helversen und v. Helversen, 1975). Dies spricht dafür, dass ausschließlich akustische Reize zur Stimulation der Weibchen ausreichen.

Ronacher und Krahe (1998) zeigten auf neurobiologischer Basis, dass Männchen der Art *Ch. biguttulus* in der Lage sind, geschlechtsspezifische Gesänge von arteigenen Weibchen zu erkennen und dass diese Fähigkeit auf die Merkmale der Gesangsum-

hüllenden, wie Onset-Anstieg (AN3), zurückzuführen ist. v. Helversen und v. Helversen (1997) konnten in Versuchen nachweisen, dass für Männchen bei der Erkennung eines Weibchens die kurzen Einzelpulse in dessen Gesang essentiell sind und dass Männchen Pulse mit allmählich ansteigender Intensität bevorzugen (in einem niederfrequenten Bereich). Die Störpausen in einem Gesang geben ebenfalls Hinweise auf die Geschlechtszugehörigkeit (AN4, Ronacher und Krahe (1998)). Intakte Männchen produzieren geringere Störpausen als Weibchen. Der Gesang der Weibchen und einbeiniger Männchen scheint relativ schwer für die Männchen unterscheidbar, denn 20% der Männchen zeigen phonotaktisches Verhalten auf Einbeiner (Ronacher und Krahe, 1998). Normalerweise wird auf Männchen derselben Art mit Gesang geantwortet, aber es werden keine phonotaktischen Bewegungen wie Drehen oder Annähern an das singende Tier unternommen, wie es als Antwort auf Weibchengesänge zu beobachten ist (v. Helversen und v. Helversen, 1997).

5.4.2 Die Varianz der Weibchen-Präferenz

Man kann zwei Varianzen der Weibchenantwortfrequenzen unterscheiden. Zum Einen kann sich die Antwortbereitschaft in der Tendenz ähneln, aber verschiedene Intensitäten zeigen. Zum anderen kann es generelle Unterschiede in der Bewertung der Männchen geben (siehe Abbildung 5.9).

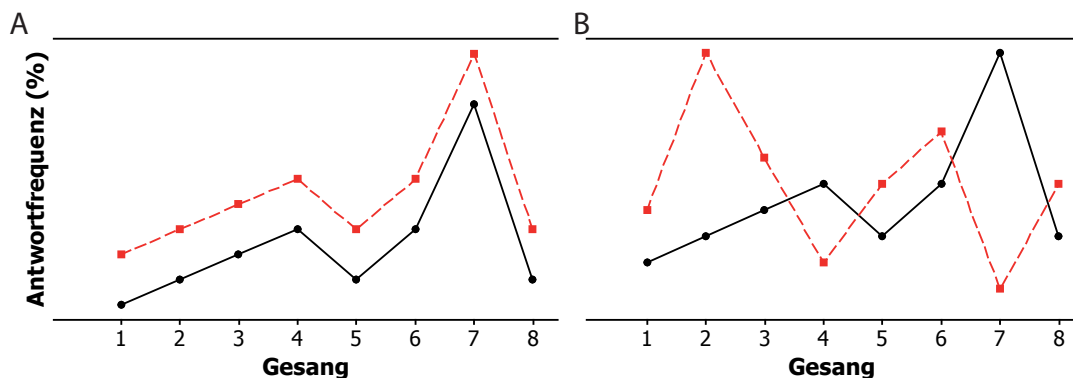


Abbildung 5.9: Die Varianzen der Weibchenpräferenzen von *Chorthippus biguttulus* durch unterschiedliche Bewertungen der Gesänge.

Dargestellt ist die Antwortfrequenz gegen die Gesänge, A: tendenzielle Übereinstimmung der Bewertung der Gesänge; B: generelle Unterschiede in der Bewertung

Die Antwortbereitschaft der Weibchen hängt stark von äußeren Faktoren, wie Temperatur und Nahrungsangebot, sowie von inneren Faktoren ab. Zu der zweiten Kategorie gehört zum Beispiel der Eiablagezyklus, der eine große Rolle für die Motivation des Tieres spielt (Renner, 1952; Haskell, 1958; Loher, 1962). Auch der Häutungszeitpunkt und die vorherige sexuelle Aktivität haben Einfluss (Renner, 1952; Kriegbaum und v. Helversen, 1992; v. Helversen, 1972). Einige Studien an anderen Heuschreckenarten konnten zeigen, dass es zwei Phasen der Antwortbereitschaft gibt. So sind die Tiere während der „passiven Kopulationsbereitschaft“ stumm, tolerieren aber Paarungen durch Männchen nach der Balz (Loher und Huber, 1964; v. Helversen und v. Helversen, 1983; Hartmann und Loher, 1996), während sie in der „aktiven Kopulationsbereitschaft“ auch den Wechselgesang zeigen (Loher und Huber, 1964).

Wirmer et al. (2010) wiesen nach, dass die Antwortbereitschaft der Weibchen der Art *Chorthippus biguttulus* kurz vor der Eiablage steigt. Während die Tiere kurz nach der Adulthäutung sämtliche Paarungsversuche ablehnen (anfängliche Ablehnung, Locher und Huber 1964), folgt dann eine Periode der „aktiven Kopulationsbereitschaft“, in der Balzgesänge beantwortet werden (siehe Abbildung 5.10). Diese Unterschiede in der Motivation können für die große intra- und interindividuellen Varianzen verantwortlich sein, die man beobachten kann, auch wenn die Motivation durch die Positiv- und Negativkontrollen in dem Test quantifiziert wurde. Da der Eiablagezyklus meiner Versuchstiere nicht berücksichtigt wurde, ist dies eine mögliche Fehlerquelle. Über das Alter scheinen sich die Lautschemata der Weibchen wenig zu verändern, was v. Helversen (1972) zeigte. Bei anderen Arten, wie dem Heimchen *Acheta domesticus*, finden Stout et al. (1991) eine starke Abhängigkeit zwischen dem Alter, dem Juvenilhormon JHIII und der Antwortbereitschaft der Weibchen. Die benötigte Intensität sinkt mit zunehmendem Alter und bei Injektion des Hormons in dieser Art. Fowler-Finn und Rodriguez (In Revision) konnten nachweisen, dass die Präferenz der Weibchen der Gleichflügler der Art *Enchenopa binotata* von der vorherigen Erfahrung des Individuums abhängt. Doch scheint die Populationsdichte keinen Einfluss auf die Zahl der Paarungen der Weibchen zu haben (v. Helversen et al., unpublished). Allerdings sind die Lautschemata temperaturabhängig, wie es auch bei *Teleogryllus oceanicus* der Fall ist (Walker und Cade, 2003). Da diese jedoch während der Versuche relativ konstant gehalten wurden, sollte diese Fehlerquelle ausgeschlossen worden sein.

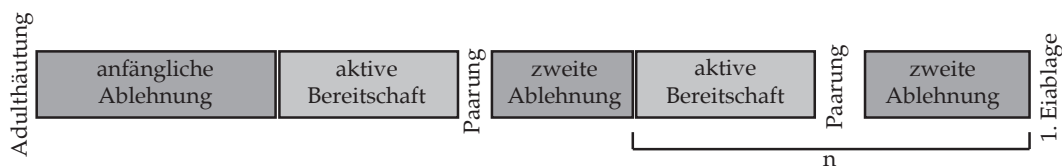


Abbildung 5.10: Die Reproduktionsphasen der Weibchen von *Chorthippus biguttulus* (verändert nach Wirmer et al. 2010)

Ebenfalls können unterschiedliche Präferenzen für die interindividuelle Varianz verantwortlich sein. (Balakrishnan und v. Helversen, 2001) postulierten drei Typen von Weibchen, die unterschiedliche Präferenzen für Onset und Offset zeigen. Typ I benötigt hohe Onset-Werte, Typ II tiefe Offsets und Typ III antwortet auf Gesänge besonders gut, die beide Merkmale stark ausgebildet haben. Diese Theorie lässt sich an natürlichen Gesängen, wie ich sie verwendete, kaum nachvollziehen, da alle Gesänge über On- und Offsets verfügten. Zu bemerken ist jedoch, dass die Weibchen sich bei attraktiven Gesängen relativ einig sind (siehe Abbildung 5.7). Die unterschiedliche Motivation oder Präferenzen sind nur bei Gesängen vorhanden, die eine geringere mittlere Antwortfrequenz provozieren.

Während den Experimenten zu dieser Arbeit wurde die intraindividuelle Varianz der Weibchen nicht gemessen. Es konnte allerdings schon oft beobachtet werden, dass diese sehr hoch ist, was die neuronale Verarbeitung der Signale (Rieke et al., 1997) aber auch, bzw. dadurch bedingt, das Verhalten betrifft (v. Helversen, 1972; Kriegbaum und v. Helversen, 1992). Dies ist ebenfalls auf die oben aufgeführten Faktoren zurückzuführen.

5.4.3 Assortative Verpaarungen

Nicht zufällige, inklusive größen-assortative Paarungen werden als starke Kraft für steigende genetische Variation, Artbildung und morphologische Evolution angesehen (Edvardsson und Arnqvist, 2000; Fisher, 1918; Dieckmann und Doebeli, 1999; Doebeli und Dieckmann, 2005; Parker und Partridge, 1998). Crespi (1989b) klassifizierte die möglichen Gründe für assortative Verpaarung in Bezug auf die Körpergröße in drei Kategorien: Partnerwahl, Partnerverfügbarkeit und „mating constraint“. Die Präferenz für große Individuen kann die Ursache für assortative Verpaarungen sein, wenn es in beiden Geschlechtern auftritt (Burley, 1983) oder sie korreliert mit einem höheren Paarungserfolg der größeren Tiere des selektiven Geschlechts, z.B. in Arten mit aggressiven intrasexuellen Konflikten (Ridley, 1983).

Die Hypothese, dass die Partnerverfügbarkeit einen Grund für assortative Verpaarung darstellt, impliziert, dass diese eine (passive) Konsequenz der längeren oder häufigeren Interaktion von Individuen mit ähnlicher Körpergröße ist, während die dritte Theorie aussagt, dass es morphologisch nur für körperlich passende Tiere möglich ist, sich zu verpaaren. Wie bei dem Schlüssel-Schloss-Prinzip ist es nur Individuen mit passenden Genitalmorphologien möglich, sich zu paaren. Dies konnte zum Beispiel bei Wasserläufern beobachtet werden (Arnqvist und Danielsson, 1999). Hier lässt die Struktur der Genitalien nur assortative Verpaarungen zu. Diese Art der „Partnerwahl“ wird häufig bei Arthropoden beobachtet (Ridley, 1983; Fairbairn, 1988; Crespi, 1989a). Meine Ergebnisse zeigen, dass *Chorthippus biguttulus* nicht zu den Arten mit assortativer Partnerwahl gehört.

6 Der Vergleich verschiedener Populationen von *Chorthippus biguttulus*

6.1 Einleitung

Geografische Variationen in der Größe sind bei Tieren einer Art häufig zu beobachten (Atkinson, 1994). Oft variieren die Merkmale der Morphologie dramatisch. Diese intraspezifische Varianz ist interessant, da sie auf starke Zusammenhänge zwischen Morphologie und Umweltbedingungen (Klima, Ressourcenqualität, -verfügbarkeit, Präda­tion, soziale Faktoren) schließen lässt (Berven und Gill, 1983; Peters, 1983; Sandland und Minchella, 2004).

Während der Nymphenphase spielen viele Faktoren eine Rolle, die die Körpergröße der adulten Tiere bestimmen (Kapitel 3). Sind die Umweltbedingungen während der Embryonal- und der Larvalphase in den unterschiedlichen Populationen stark verschieden, so hat dies großen Einfluss auf die Unterschiede in der Morphologie. Aber auch der Genpool kann different sein.

Bei der Betrachtung evolutionärer Gründe für Populationsunterschiede zeigt sich, dass die natürliche Selektion einen starken Einfluss auf die Körpergröße hat. Regelmäßige Unterschiede lassen sich auch innerhalb einer Art beim Vergleich geografischer Unterarten beobachten. Eine Reihe von ökogeografischen Regeln wurden entwickelt, die aus der Beobachtung erwachsen sind, dass spezifische Merkmale bei verschiedenen Arten eines Lebensraumes ähnlich ausgeprägt sind. Die Regeln spiegeln damit sowohl die konvergente Entwicklung von Merkmalen wider als auch die Variationsbreite innerhalb eines Verwandtschaftskreises. Bei endothermen Tieren fand Bergmann (1847) eine ökogeografische Regel, die besagt, dass die Körpergröße von nah verwandten Tieren (Gattung, Familie) in kälteren Gebieten ihres Verbreitungsgebietes größer sind als in wärmeren Arealen, da sich mit der Körpergröße das Verhältnis zwischen Oberfläche und Körpervolumen verändert. Die inverse Tendenz konnte bei Invertebraten beschrieben werden, bei denen die Körpergröße in Populationen in nördlicheren Breitengraden und Höhenlagen und somit mit sinkender Temperatur kleiner wird (Masaki, 1967; Mousseau und Roff, 1989; Blanckenhorn und Fairbairn, 1995; Blanckenhorn und Hellriegel, 2002). Auch die sexuelle Selektion hat einen Einfluss auf die Morphologiemerkmale, wie ich bereits in Kapitel 3 und 5 diskutierte. Die Körpergröße beeinflusst viele Eigenschaften der Tiere wie Wettbewerbsfähigkeit, Besiedlungsfähigkeit, Zahl und Größe der Nachkommen und Langlebigkeit (Peters, 1983; Stearns, 1992; Honek, 1993; Roff, 2002). In anderen Arten der Ordnung Orthoptera, wie *Teleogryllus emma* (Masaki, 1967) oder *Dichroplus vittatus* (Bidau und Martí, 2007) finden wir starke Unterschiede in der Körpergröße geografisch getrennt lebender konspezifischer Populationen. So zeigten Lehmann und Lehmann (2008) signifikante morphologische Unterschiede in der Art *Poecillium thessalicus* zwischen Gruppen geografisch verschiedener Standorte. Wie verhält es sich mit geografisch getrennten Populationen der Art

6 Der Vergleich verschiedener Populationen von *Chorthippus biguttulus*

Chorthippus biguttulus? Findet man morphologische Unterschiede?

In Kapitel 3 konnte ich zeigen, wie die Morphologie und der Gesang der Männchen zusammenhängen. Je größer die Männchen, desto attraktiver ist, vereinfacht gesagt, ihr Gesang. Haben eventuelle Unterschiede in der Morphologie verschiedener Populationen auch einen Einfluss auf die Gesangsparameter der Tiere?

Dieses Kapitel handelt von den Unterschieden im Gesang, der Morphologie und der Weibchenpräferenz sowie dem Wolbachia-Befall von vier *Chorthippus biguttulus*-Populationen in Deutschland.

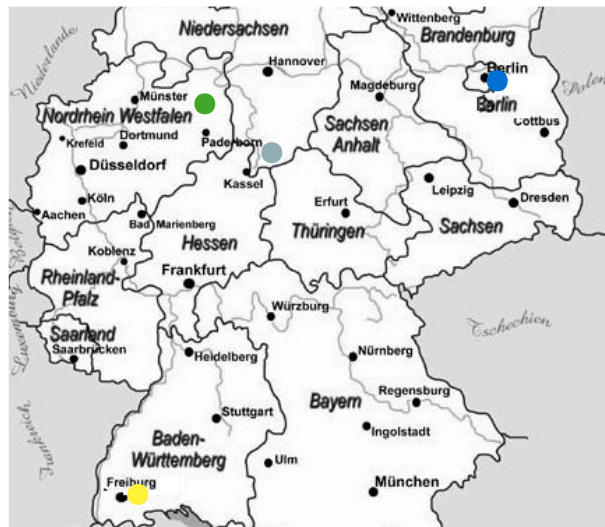


Abbildung 6.1: Die Standorte der getesteten Populationen der Art *Chorthippus biguttulus*.

Dargestellt sind die Fangorte, blau: Berlin/ Hoppegarten (H), gelb: Freiburg (F), grün: Bielefeld (B) und grau: Göttingen (G)

6.2 Material und Methoden

6.2.1 Die Standorte der verschiedenen Populationen

Die für den Populationsvergleich benötigten Tiere fing ich im Schwarzwald in der Nähe der Stadt Freiburg/Breisgau (GPS-Koordinaten: 48.04, 7.96), in der Innenstadt von Bielefeld (GPS-Koordinaten: 52.03, 8.53) und im Bezirk Hoppegarten der Stadt Berlin (GPS-Koordinaten: 52.54, 13.67).

Die Standorte der Populationen und die Umweltbedingungen lassen sich der Abb. 6.1 und Tabelle 6.6 entnehmen.

6.2.2 Der Vergleich von Gesang und Morphologie der Männchen und Weibchen verschiedener Populationen

Um zu untersuchen, ob es Unterschiede in dem Gesang und der Morphologie der Männchen verschiedener Populationen gibt, wurden die Gesänge von 31 Bielefelder,

54 Göttinger, 17 Freiburger und 32 Hoppegärtner Männchen aufgenommen und analysiert. Diese Tiere wurden auch auf die bereits beschriebenen Morphologieparameter hin untersucht. Die Morphologieparameter wurden mit den Gesangsparametern korreliert (vergl. Kapitel 3). Das Gleiche wurde mit je 15 Weibchen aus jeder Population durchgeführt.

Um statistische Unterschiede auszumachen, wurden die erhaltenen Gesangsparameter und deren Varianzen sowie die Morphologieparameter der verschiedenen Gruppen mit Hilfe von Tests für nicht gepaarte Gruppen miteinander verglichen (genaue Methode siehe Kapitel 2 und 3). Zu einem Kruskal-Wallis-Test wurde bei nicht normal verteilten Daten gegriffen und eine Einfache Varianzanalyse wurde bei normalverteilten Datensätzen durchgeführt.

6.2.3 Die Untersuchung der Präferenz von verschiedenen Männchen-Populationen durch verschiedene Weibchen-Populationen

Um zu testen, welche Männchen-Population von welcher Weibchen-Population am besten beantwortet wird, wurde folgender Test durchgeführt: Es wurden je 10 Männchengesänge der vier Populationen je 15 Weibchen der Populationen vorgespielt und die Reaktion der Weibchen pro geografischer Gruppe quantifiziert (siehe Kapitel 5).

Die Antwortfrequenzen der einzelnen Weibchen-Gruppen für jede Männchen-Gruppe wurde miteinander mit einer Varianzanalyse (normalverteilte Daten) oder einem Kruskal-Wallis-Test (nicht normalverteilt) verglichen.

6.2.4 Das Testen auf Unterschiede in der Infektionsrate mit *Wolbachia sp.*

Es wurden 21 Männchen und 15 Weibchen aus Hoppegarten, 29 Männchen und 15 Weibchen aus Bielefeld, 19 Männchen und 15 Weibchen aus Freiburg, 44 Männchen und 15 Weibchen aus dem Freiland in Göttingen, wie in Kapitel 4 beschrieben, auf eine Infektion hin untersucht.

6.3 Ergebnisse

6.3.1 Der Vergleich der Gesangsparametern der Männchen verschiedener Populationen

Der Vergleich der einzelnen Gesangsmerkmale

Die Onsets der Freiburger waren mit einer mittleren Intensität von 7,7 dB am akzentuiertesten. Sie waren signifikant höher als die der anderen Populationen, die Werte von 7,3 dB (Bielefeld), 6,5 dB (Göttingen) 5,9 dB (Hoppegarten) erreichten.

Die Männchen aus Bielefeld produzierten mit Abstand die akzentuiertesten Offsets (-22,3 dB). Diese Intensitäten waren signifikant verschieden von den Werten der Männchen aus Göttingen mit -14,9 dB, Hoppegarten mit -13,7 dB und Freiburg (-12,5 dB, siehe Abb. 6.2, Tabelle im Anhang).

Die Männchen der Freiburger Population wiesen eine Periode von 81,4 ms auf, dies war eine signifikant kürzere Dauer als wir sie bei den Männchen aus den anderen Populationen fanden (Göttingen 88,4 ms, Bielefeld 92,5 ms, Hoppegarten 91,6 ms), die

sich in Bezug auf diesen Parameter sehr ähnlich sind. Die Silbendauer der untersuchten Männchen verschiedener Standorte unterschieden sich nicht signifikant. Die Pausendauer lag bei den Bielefelder Tieren bei 19,6 ms und war somit signifikant größer als die der Freiburger Männchen mit 16,3 ms, während die Göttinger und die Hoppegärtner Werte von jeweils 18,2 ms erreichten. Das Silben-Pausen-Verhältnis war bei allen Männchen im Mittel zwischen 4,2 (Bielefeld) und 5 (Freiburg) und zeigte keine signifikanten Unterschiede zwischen den Populationen. Sowohl bei der Versdauer als auch bei Rampendauer gab es signifikante Unterschiede zwischen den Populationen (jeweils ANOVA: $p < 0,0001$).

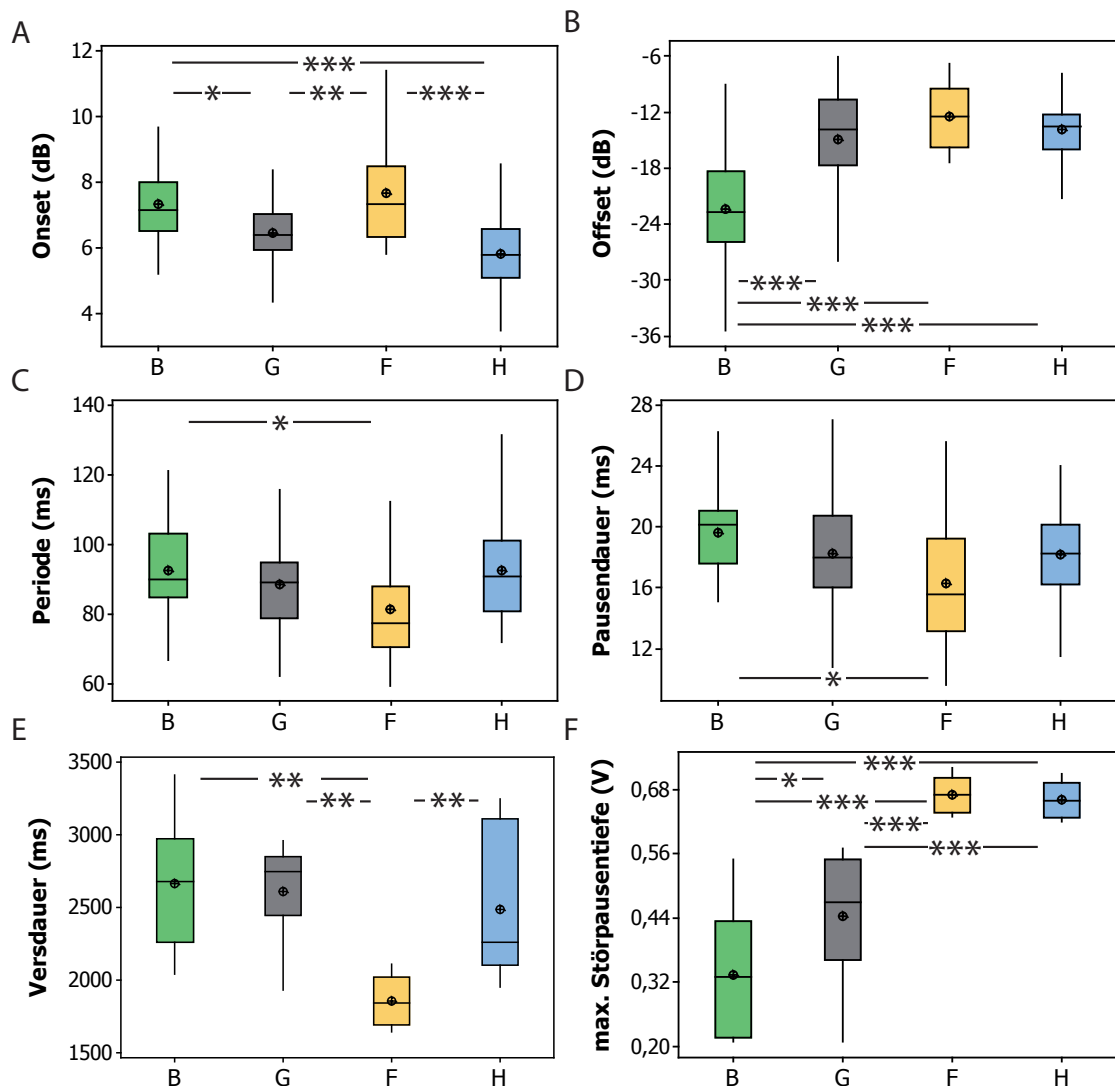


Abbildung 6.2: Die Gesangsmerkmale der Männchen verschiedener Populationen.

Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Onset (A), Offset (B), Periode (C), Pausendauer (D), Versdauer (E) und maximale Störpauisentiefe (aufgenommen bei 30°C); N=31 Bielefelder (grün), 58 Göttinger (grau), 17 Freiburger (gelb) und 32 Hoppegärtner (blau) Männchen

Die Dauer der von den Freiburger Männchen produzierten Versen war mit 1,9 s signifikant kürzer als die der übrigen Populationen, die eine mittlere Versdauer von 2,5 s (Hoppegarten), 2,7 (Bielefeld) und 2,6 s (Göttingen) aufwiesen. Die Dauer der Rampe (Teil A) betrug bei den Hoppegärtnern 1,1 s, bei den Freiburger Männchen 0,8 s, bei den Bielefeldern 1,5 s und bei den Göttingern 1,4 s. Die durchschnittliche Dauer der Rampe in dem Vers der Bielefelder war signifikant höher als die der Männchen aus Hoppegarten und Freiburg und die Männchen aus Göttingen zeigten einen signifikanten Unterschied zu den Freiburgern in Bezug auf die Dauer der Rampe. Die maximale Störpausentiefen der Gesänge in den Populationen Freiburg und Hoppegarten waren mit $0,66 \pm 0,03$ und $0,67 \pm 0,03$ V signifikant höher (ANOVA, $p < 0,0001$) als die der Göttinger Männchengesänge ($0,44 \pm 0,12$ V). Die geringsten maximalen Störpausentiefen wurden in den Gesängen der Bielefelder Männchen mit $0,33 \pm 0,12$ V gemessen.

Die Differenz der mittleren intraindividuellen Varianz des Onsets zwischen den Populationen betrug maximal 1%, wobei dies die Differenz zwischen dem Wert der Freiburger Population mit 16% und der Göttinger Population mit der geringsten Varianz im Onset mit 15% war. Die Varianz des Offsets unterschied sich zwischen den Männchen der Göttinger und der Freiburger Population signifikant (Ungepaarter t-test: $p = 0,014$), wobei der CV der Männchen aus Göttingen bei diesem Parameter 38% und denen aus Freiburg im Mittel 20% betrugen. So war die Offset-Varianz der Freiburger auch signifikant geringer als die der Hoppegärtner Männchen (35%; Ungepaarter t-test: $p = 0,036$), was an der geringen Stichprobenzahl der Freiburger liegen mag (Werte der Offsets ähnlich). Männchen aus Hoppegarten wiesen mit 15% eine signifikant höhere Variabilität (intraindividuell) in der Periodendauer auf als die Männchen aus Freiburg mit einem CV-Wert von 7,5%, während die Männchen aus Göttingen und Bielefeld Varianzen von jeweils 10% zeigten.

Alle Männchen-Populationen zeigten ähnliche Varianzen der Silbendauer (ANOVA: $p = 0,47$), während sich die Varianzen der Pausendauern der Freiburger signifikant von denen der Hoppegärtner Männchen unterschieden (Ungepaarter t-test: $p = 0,018$). Der Wert für diesen Parameter der Freiburger lag mit 32% fast doppelt so hoch wie der der Hoppegärtner Population (18%) und die Männchen aus Göttingen und Bielefeld erreichten mit 28 bzw. 26% einander sehr ähnliche Werte.

Die Varianz des Silben-Pausen-Verhältnis war in der Population der Hoppegärtner (28%) niedriger als in der Freiburger Population (54%, Ungepaarter t-test: $p = 0,032$), während es keine signifikanten Unterschiede zwischen den anderen Populationen Bielefeld und Göttingen (je 43%) gab.

Die Hauptkomponentenanalyse der Gesangsmerkmale

Es wurde eine Hauptkomponentenanalyse durchgeführt, um die Unterschiede im Gesang zwischen den Populationen zu untersuchen. Die Analyse ergab drei Hauptfaktoren, die 85,3% der Varianz erklärten (siehe Tabelle 6.1). Der erste Faktor beinhaltet vor allem die Parameter Periode und Silbendauer, der zweite Faktor Pausendauer und Silben-Pausen-Verhältnis und der dritte Faktor betrifft die Amplitudenmodulationen Onset und Offset.

Bei dem Test auf Unterschiede zwischen den Faktoren der einzelnen Populationen findet man signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen. Mit dem Faktor 1 lassen sich die Männchen der Populationen Freiburg signifikant von denen der Bielefelder

Tabelle 6.1: Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Gesangsmerkmale der Männchen aller vier Populationen.

Dargestellt sind die untersuchten Faktoren, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=31 Bielefelder (grün), 58 Göttinger (grau), 17 Freiburger (gelb) und 32 Hoppegärtner (blau) Männchen

Eigenwert	2,1931	1,7074	1,2176
Anteil	0,366	0,285	0,203
Kumulativ	0,366	0,65	0,853
Variable	Faktor1	Faktor2	Faktor3
Onset (dB)	-0,055	-0,093	-0,735
Offset (dB)	-0,150	0,218	0,640
Periode (ms)	0,665	-0,004	0,044
Silbendauer (ms)	0,646	0,180	-0,005
Pausendauer (ms)	0,304	-0,633	0,166
Silbe/Pause	0,148	0,714	-0,142
Faktor	statistischer Test	p	
1	ANOVA	0,018 (B-F*,F-H*)	
2	ANOVA	0,013 (B-F*)	
3	Kruskal-Wallis	<0,0001 (B-G***,B-H***,F-H**)	

und der Hoppegärtner Standorte diskriminieren (siehe Tabelle 6.1). Der zweite Faktor weist ebenfalls signifikante Unterschiede zwischen Freiburg und Bielefeld auf und bei dem dritten Faktor fand man Unterschiede zwischen der Bielefelder Männchen-Population und der Gruppen aus Hoppegarten und Göttingen sowie zwischen den Freiburger und den Hoppegärtner Tieren (siehe Abbildung 6.4 A).

6.3.2 Der Vergleich der Morphologieparameter der Männchen verschiedener Populationen

Der Vergleich einzelner Morphologiemerkmale

Es gab einige statistische Unterschiede, was die Morphologie der Männchen verschiedener Populationen Deutschlands betrifft.

So waren die Kopfkapselbreiten der Göttinger und Hoppegärtner Populationen mit jeweils 2,2 mm wesentlich größer als die der Bielefelder und Freiburger Männchen, bei denen mittlere Werte von 2,1 und 2 mm gemessen werden konnten. Ebenfalls bei der Breite der Thoraces gab es signifikante Unterschiede zwischen den Göttinger und Hoppegärtner Männchen (je 2,4 mm) und den beiden anderen berücksichtigten Populationen (Bielefeld: 2,3 mm; Freiburg: 2 mm). Die Thoraxbreite der Freiburger war somit um 15% geringer als die der Göttinger und Hoppegärtner Populationen.

Die Hoppegärtner wiesen signifikant längere und breitere Femora (10,1 mm und 2,1 mm) auf als die restlichen Populationen, während die Zahnreihe auf dem Femur der Freiburger mit durchschnittlichen 3 mm um 4 bis 8% kürzer war als die der anderen untersuchten Männchen.

Männchen aus Göttingen und Hoppegarten wiesen ein höheres Femurgewicht (und Beingewicht) auf als die Tiere aus Freiburg und Bielefeld.

Die Zahndichte war bei den Tieren der Freiburger Population mit durchschnittlich 26 Zähnen pro Millimeter auf der Zahnleiste am größten, die Hoppegärtner hatten die geringste Zahnanzahl. Sie beträgt im Mittel 72.

Diese Verhältnisse lassen sich den Daten im Anhang und der Abbildung 6.3 entnehmen.

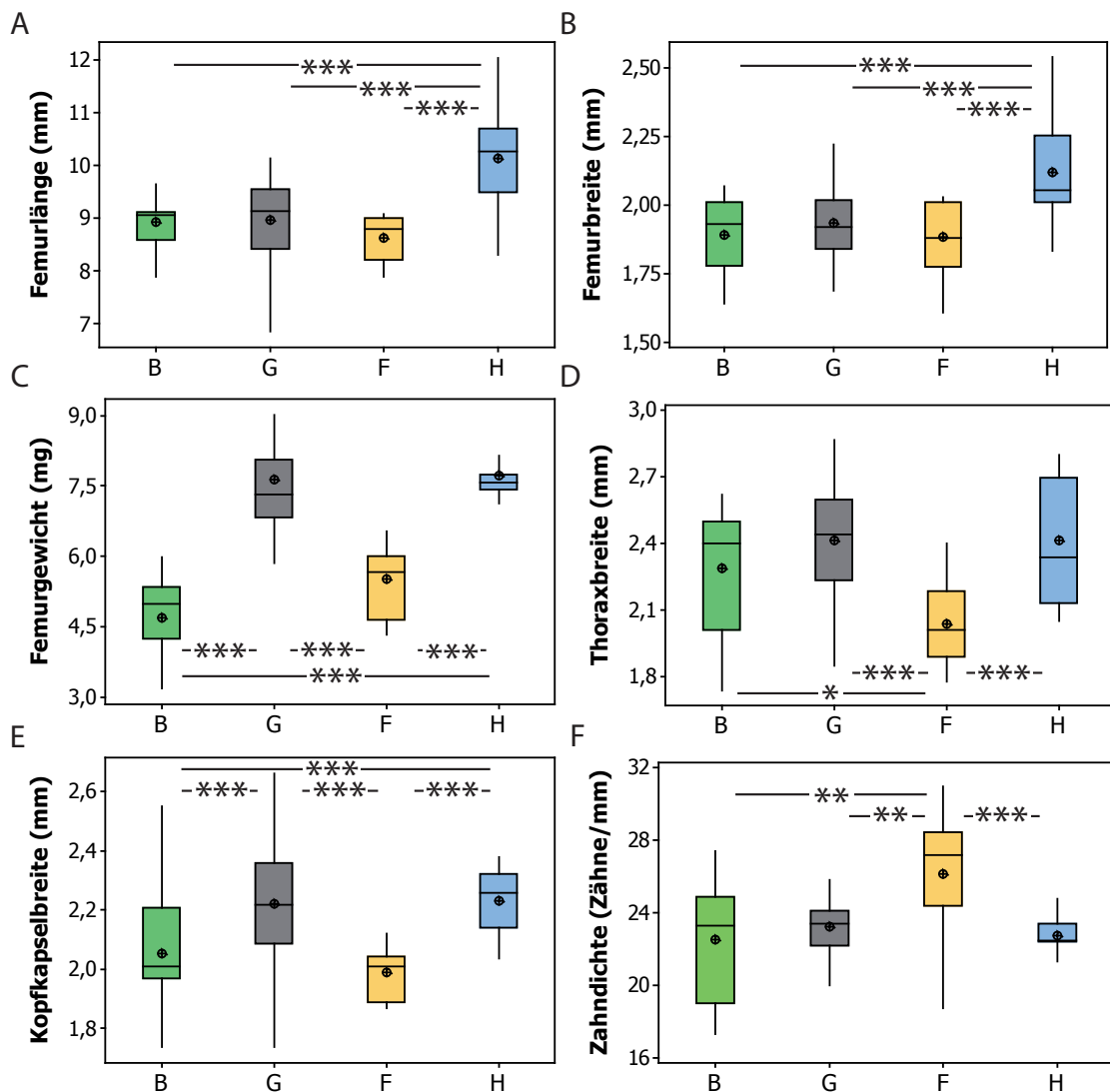


Abbildung 6.3: Die Morphologiemerkmale der Männchen verschiedener Populationen.

Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Femurlänge (A), Femurbreite (B), Femurgewicht (C), Thoraxbreite (D), Kopfkapselbreite (E) und Zahndichte (F); N=31 Bielefelder (grün), 58 Göttinger (grau), 17 Freiburger (gelb) und 32 Hoppegärtner (blau) Männchen

Die Hauptkomponentenanalyse der Morphologiemerkmale

Nach der Durchführung einer Hauptkomponentenanalyse mit den Morphologiemerkmalen der Männchen aller vier Populationen, ergaben sich drei Faktoren, die 70% der Varianz erklärten (siehe Tabelle 6.2). Die Faktoren der einzelnen Populationen wurden gegeneinander getestet. Der Faktor, der sich vor allem aus Beingewicht und Fe-

murgewicht (Faktor 1=Faktor Gewicht) zusammensetzt, aber auch von der Femurlänge, der -breite und der Breite von Kopf und Thorax geladen wird, unterscheidet sich von Population zu Population signifikant. Dies gilt auch für Faktor 2 (Zahnreihenlänge, Zahndichte und Zahnanzahl=Faktor Zahnreihe) sowie für Faktor 3 (Femurlänge, Zahnanzahl und Zahnreihenlänge) (siehe Tabelle 6.2).

Tabelle 6.2: Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Morphologiemerkmale der Männchen aller vier Populationen.

Dargestellt sind die gewonnenen Faktoren, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=31 Bielefelder (grün), 54 Göttinger (grau), 17 Freiburger (gelb) und 32 Hoppegärtner (blau) Männchen

Eigenwert	3,0534	2,1927	1,0803
Anteil	0,3390	0,2440	0,1200
Kumulativ	0,3390	0,5830	0,7030
Variable	Faktor1	Faktor2	Faktor3
Länge Femur (mm)	0,333	0,180	0,567
Breite Femur (mm)	0,392	-0,087	0,006
Gewicht Femur (mg)	0,489	0,014	-0,145
Beingewicht gesamt (mg)	0,503	0,040	0,013
Thoraxbreite (mm)	0,330	-0,172	-0,132
Kopfkapselbreite (mm)	0,352	0,067	-0,025
Länge Zahnreihe (mm)	-0,093	0,451	0,570
Anzahl Zähne	-0,039	-0,530	0,545
Zahndichte	-0,002	-0,662	0,133
Faktor	statistischer Test	p	
1	Kruskal-Wallis	<0,0001 (B-C***, B-H***, G-F***, G-H***, F-H***)	
2	Kruskal-Wallis	<0,0001 (B-F*, G-F**, F-H***)	
3	Kruskal-Wallis	0,001 (B-G*, G-H**)	

Die Hauptkomponentenanalyse der Gesangs- und Morphologiemerkmale

Bei der Untersuchung durch eine Hauptkomponentenanalyse der Gesangs- und Morphologieparametern der Männchen aller Populationen ergaben sich fünf Hauptfaktoren. Der Faktor 1 beinhaltet vor allem das Femurgewicht, das Beingewicht, die Femurlänge, die Femurbreite sowie die Kopfkapselbreite und den negativen Onset. Der Faktor 2 wurde durch die Merkmale Periode und Silbendauer negativ und die Zahnreihenlänge, Zahnanzahl und Zahndichte positiv geladen, während der Faktor 3 sich aus der Periode, der Silbendauer, Zahnanzahl und Zahndichte berechnete (alle gleiches Vorzeichen). Die beiden letzten Faktoren bestanden aus Pausendauer und negativem Silben-Pausen-Verhältnis (Faktor 4) und Offset sowie negativer Zahnreihenlänge (Faktor 5). Die Faktoren 1, 2 und 5 unterschieden sich zwischen den Populationen signifikant (siehe Tabelle 6.3). In diesen Hauptfaktoren befanden sich hauptsächlich morphologische Merkmale und die Hoppegärtner erreichten hohe und die aus Freiburg die niedrigsten Faktorwerte.

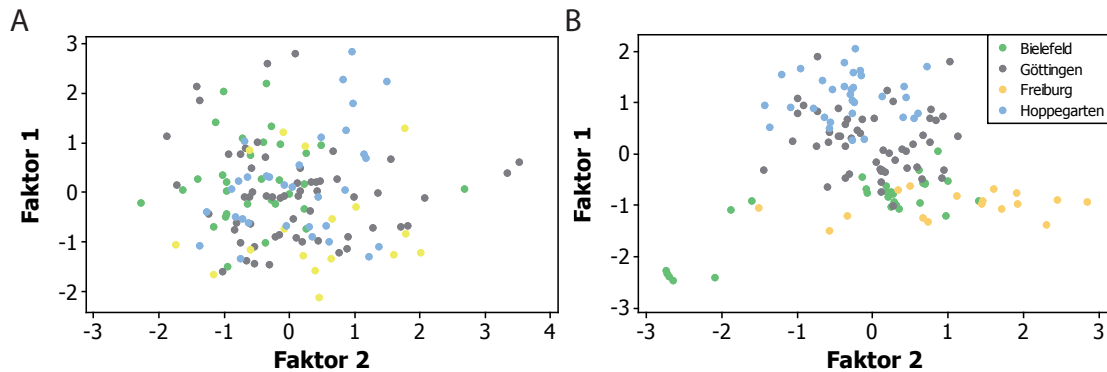


Abbildung 6.4: Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Merkmale der Männchen.

Dargestellt sind die Werte des Faktors 1 gegen den Faktor 2 einer Hauptkomponentenanalyse der Merkmale der Männchen; N=31 Bielefelder (grün), 58 Göttinger (grau), 17 Freiburger (gelb) und 32 Hoppegärtner (blau) Männchen für die Faktoren der Gesangsmerkmale (A) und der Morphologiemerkmale (B)

Tabelle 6.3: Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Gesangs- und die Morphologiemerkmale der Männchen aller vier Populationen.

Dargestellt sind die gewonnenen Faktoren, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=31 Bielefelder (grün), 54 Göttinger (grau), 17 Freiburger (gelb) und 32 Hoppegärtner (blau) Männchen

Eigenwert	3,4487	2,5749	2,0297	1,6657	1,2342
Anteil	0,23	0,172	0,135	0,111	0,082
Kumulativ	0,23	0,402	0,537	0,648	0,73
Variable	Faktor1	Faktor2	Faktor3	Faktor4	Faktor5
Onset (dB)	-0,314	0,126	-0,238	0,039	-0,284
Offset (dB)	0,173	0,142	0,191	-0,117	0,483
Periode (ms)	0,121	-0,408	-0,469	0,092	0,161
Silbendauer (ms)	0,149	-0,354	-0,506	-0,067	0,179
Pausendauer (ms)	-0,055	-0,298	-0,058	0,621	0,041
Silbe/Pause	0,092	0,021	-0,284	-0,643	0,188
Femurlänge (mm)	0,31	-0,067	-0,071	-0,154	-0,47
Femurbreite (mm)	0,323	0,137	-0,114	0,107	-0,242
Femurgewicht (mg)	0,451	0,133	0,092	0,102	0,052
Beingewicht (mg)	0,467	0,116	0,078	0,064	-0,033
Thoraxbreite (mm)	0,262	0,143	-0,196	0,200	-0,104
Kopfkapselbreite (mm)	0,322	0,034	0,006	0,041	-0,083
Zahnreihenlänge (mm)	-0,034	-0,343	0,143	-0,259	-0,481
Zahnanzahl	-0,129	0,386	-0,356	0,002	-0,225
Zähne/mm	-0,102	0,489	-0,359	0,119	0,088
Faktor	statistischer Test	p			
1	ANOVA	<0,0001 (B-C***, B-F***, G-H***, G-F***, H-F***)			
2	ANOVA	<0,0001 (B-C***, B-H***, B-F*, G-H**, H-F**)			
3	Kruskal-Wallis	0,216			
4	ANOVA	0,339			
5	ANOVA	<0,0001 (B-G***, B-H***, G-F*, H-F**)			

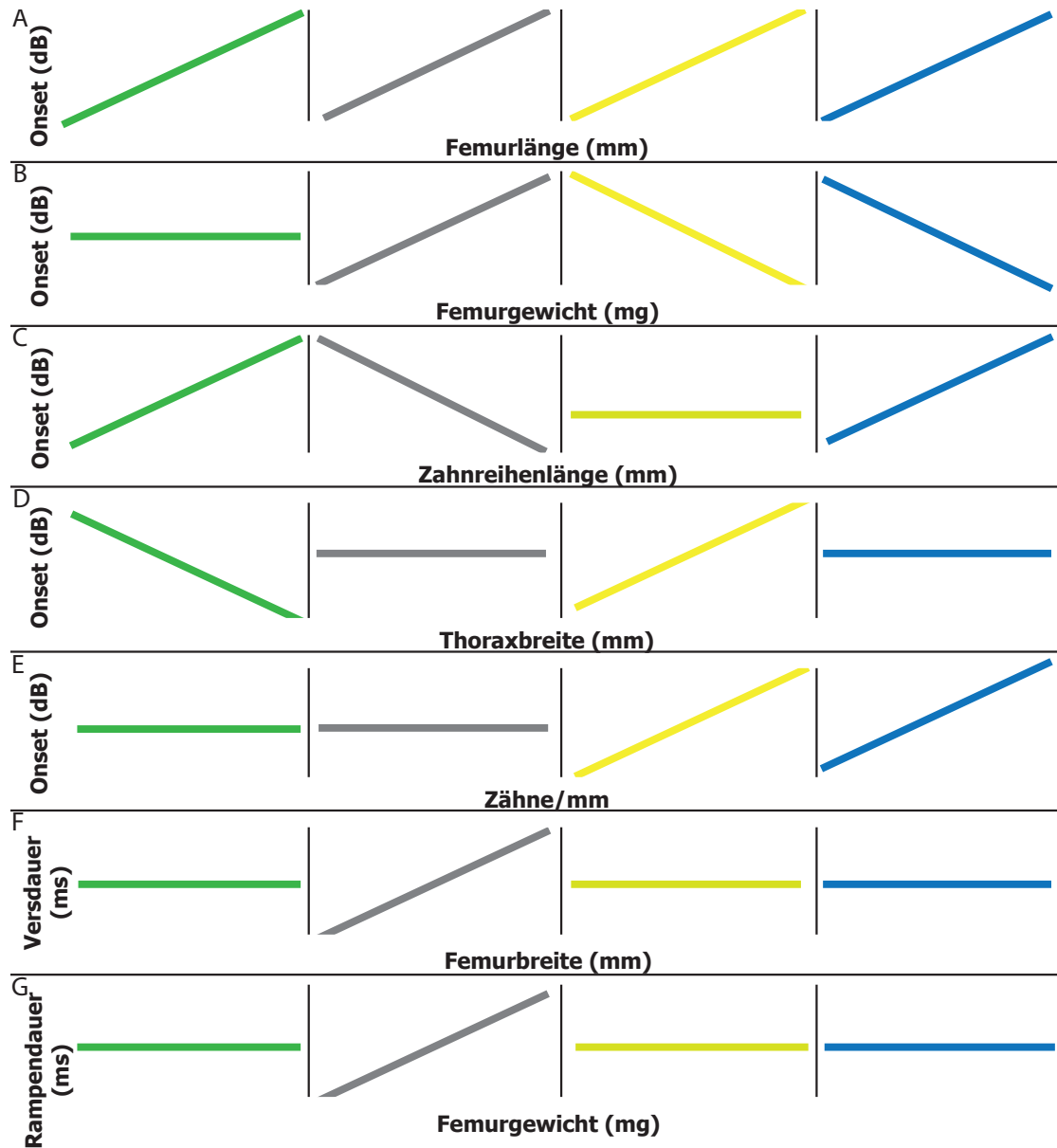


Abbildung 6.5: Einige Gesangsmerkmale der Männchen aller Populationen korreliert mit ausgewählten Morphologiemerkmalen.

Dargestellt sind Korrelationen (45° : positiv, -45° : negativ, 0° : n.s.) zwischen den Onsetwerten und der Femurlänge (A), des Femurgewichts (B), der Zahnreihenlänge (C), der Thoraxbreite (D) und der Zahndichte (E) sowie zwischen der Versdauer und der Femurbreite (F) und der Rampendauer und des Femurgewichts (G) (aufgenommen bei 30°C), jeweils für die Bielefelder (grün), Göttinger (grau), Freiburger (gelb) und Hoppegärtner (blau) Männchen

6.3.3 Die Abhängigkeiten zwischen Gesangs- und Morphologieparametern der Männchen verschiedener Populationen

Die Bielefelder Männchen

Die Periodendauer und die Silbendauer (Pearson: $r=0,953$, $p<0,0001$), die Pausendauer und das Verhältnis von Silbe zu Pause (Pearson: $r=-0,637$, $p=0,0001$) sowie die Zahndichte und die Thoraxbreite (Spearman: $r=0,387$, $p=0,031$) waren voneinander abhängige Parameter bei den 31 untersuchten Männchen aus Bielefeld.

Bei dieser Population produzierten Männchen mit einer geringeren Thoraxbreite und einem geringeren Femurdurchmesser einen stark akzentuierten Onset (Spearman: $r=-0,523$, $p=0,003$ bzw. $r=-0,736$, $p<0,0001$, siehe Abb. 6.5). Positive Korrelationen konnten zwischen dem Onset und der Femurlänge (Spearman: $r=0,479$, $p=0,006$) sowie der Zahnreihenlänge (Spearman: $r=0,478$, $p=0,007$) aufgezeigt werden. Männchen mit einer hohen Zahndichte erzeugten beim Gesang tendenziell längere Silben und somit auch längere Perioden (Spearman: $r=0,353$, $p=0,052$ bzw. $r=0,346$, $p=0,056$).

Die Freiburger Männchen

Die 17 von mir getesteten Männchen aus der Freiburger Region zeigten, dass es in dieser Gruppe Abhängigkeiten zwischen der Periode und der Silbendauer, der Pausendauer und dem Silben-Pausen-Verhältnis und der Zahnanzahl sowie der Zahndichte gab.

Die Männchen, die eine große Femurlänge und einen breiten Thorax sowie eine hohe Zahnanzahl und damit Zahndichte aufwiesen, produzierten die akzentuiertesten Onsets (Spearman: $r=0,634$, $p=0,006$ (Femurlänge), Pearson: $r=0,735$, $p=0,001$ (Thoraxbreite), $r=0,642$, $p=0,005$ (Zahnanzahl), $r=0,702$, $p=0,002$ (Zahndichte)). Eine negative Korrelation bestand zwischen dem Onset und dem Femurgewicht (Spearman: $r=-0,569$, $p=0,017$). Die Periode war positiv mit der Thoraxbreite korreliert (Spearman: $r=0,69$, $p=0,002$) und je schwerer die Femora und damit die Beine, desto länger war der produzierte Teil A des Verses (Rampe; Pearson: $r=0,689$, $p=0,028$; Pearson: $r=0,734$, $p=0,016$). Diese Korrelationen lassen sich an Abbildung 6.5 erkennen.

Die Hoppegärtner Männchen

Sowohl die Periode und die Silbendauer als auch die Zahndichte und Zahnanzahl waren in dieser Gruppe von 32 Männchen aus Hoppegarten/Berlin abhängige Parameter.

Auch in dieser Population produzierten Männchen mit langen Femora, einer langen Zahnreihenlänge und einer hohen Zahndichte besonders hohe Onsets (Pearson: $r=0,429$, $p=0,014$ (Femurlänge), Spearman: $r=0,752$, $p<0,0001$ (Zahnreihenlänge), Pearson: $r=0,358$, $p=0,044$ (Zahndichte)). Dies gilt auch für Männchen mit leichten Femora (Spearman: $r=-0,465$, $p=0,007$). Die Tiere mit den wenigsten Zähnen auf der Zahnreihe und somit der geringsten Zahndichte produzierten die längsten Pausen (Spearman: $r=-0,369$, $p=0,038$ bzw. Pearson: $r=-0,364$, $p=0,041$, siehe Abb. 6.5).

Die Männchen mit breiteren Thoraces produzierten einen längeren Vers als die mit schmalen Thoraces (Spearman: $p=0,817$, $r=0,006$).

Die Göttinger Männchen

Die Männchen aus Göttingen zeigten positive Korrelationen zwischen dem Onset und der Femurlänge, dem Femurgewicht und dem Beingewicht. Des Weiteren produzierten Männchen mit langer Zahnreihe weniger starke Onsets und Männchen mit breiten Femora lange Verse. Eine negative Korrelation fand ich zwischen Rampendauer und Femurgewicht (vergleiche Kapitel 3).

6.3.4 Der Vergleich der Gesangsparameter der Weibchen verschiedener Populationen

Der Vergleich einzelner Gesangsparameter

Der Vergleich der Gesangsparameter der Weibchen verschiedener Populationen zeigte keine signifikanten Unterschiede in den Gesangsmerkmalen (siehe Tabelle 6.4).

Tabelle 6.4: Der Vergleich der Gesangsparameter der Weibchen der vier verschiedenen Populationen.

Dargestellt sind die verglichenen Gesangsparameter der Populationen, der statistische Test und der Signifikanzwert p; N=15 Weibchen pro Population

Parameter	statistischer Test	p
Onset (dB)	Kruskal-Wallis Test	0,077
Offset (dB)	ANOVA	0,817
Periode (ms)	ANOVA	0,103
Silbendauer (ms)	ANOVA	0,513
Pausendauer (ms)	ANOVA	0,886
Silbe/Pause	ANOVA	0,755
Versdauer (ms)	ANOVA	0,577
Onset-Anstiegsdauer (ms)	Kruskal-Wallis Test	0,934
max. Störpausentiefe (V)	Kruskal-Wallis Test	0,703

Die Hauptkomponentenanalyse der Gesangsparameter

Nach der Durchführung einer Hauptkomponentenanalyse ergaben sich drei Hauptfaktoren. Der erste bestand vor allem aus dem Silben-Pausen-Verhältnis, dem Offset, der Silbendauer, der Onset-Anstiegsdauer und der maximalen Störpausentiefe. Der 2. Faktor betrifft die Parameter Periode, Pausendauer und maximale Störpausentiefe, während der dritte Faktor vor allem aus den Merkmalen Onset, Offset und Versdauer bestimmt wird. Diese drei Faktoren zeigten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Populationen ($p > 0,5$; siehe Tabelle im Anhang).

6.3.5 Der Vergleich der Morphologieparameter der Weibchen unterschiedlicher Populationen

Der Vergleich einzelner Morphologiemerkmale

Während die Femora der Weibchen bei allen Populationen ähnlich (Kruskal-Wallis Test: $p = 0,72$) waren und Längen zwischen 9,86 mm (Hoppegarten) und 10,06 (Bielefeld

und Göttingen) erreichten, wiesen die Durchmesser der Thoraces und der Kopfkapseln signifikante Unterschiede auf (Kruskal-Wallis Test: $p < 0,0001$ bzw. $p = 0,019$).

Die Kopfkapseln der Göttinger Weibchen waren mit einer Breite von durchschnittlich 2,48 mm signifikant größer als die der Freiburger und die der Hoppegärtner Weibchen, wo in beiden Populationen im Mittel ein Wert von 2,23 mm gemessen wurde. Die Köpfe der Weibchen aus Bielefeld waren 2,35 mm breit. Die Weibchen der Freiburger und die Hoppegärtner Populationen wiesen wesentlich schmalere Thoraces (jeweils 2,1 mm) als die Bielefelder und die Göttinger Weibchen auf, bei denen ich mittlere Thoraxbreiten von 2,55 und 2,37 mm erhielt (Abbildung 6.6, Tabelle im Anhang).

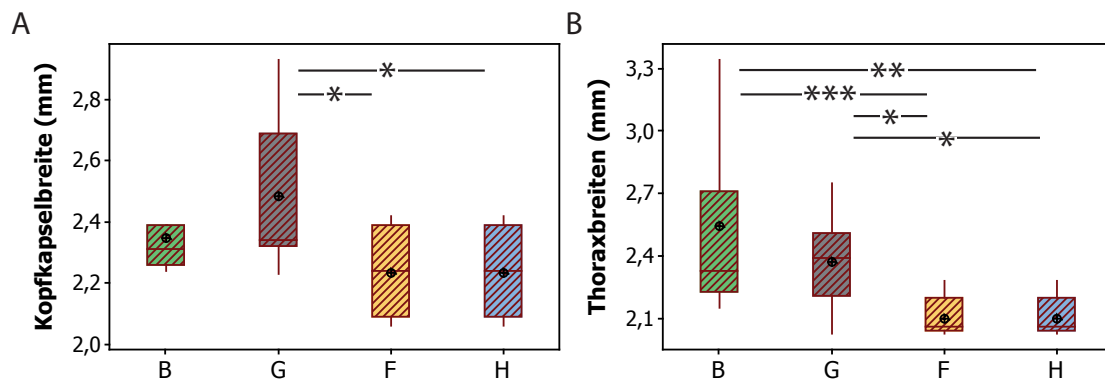


Abbildung 6.6: Der Vergleich einiger Morphologieparameter der Weibchen aller getesteten Populationen.

Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Kopfkapselbreite (A) und Thoraxbreite (B) aller Weibchen der verschiedenen Populationen; N= je 15 Bielefelder (grün), Göttinger (grau), Freiburger (gelb) und Hoppegärtner (blau) Weibchen

Die Hauptkomponentenanalyse der Morphologiemerkmale

Tabelle 6.5: Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse für die Morphologiemerkmale der Weibchen aller vier Populationen.

Dargestellt sind die gewonnenen Faktoren, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p ; N=15 Weibchen pro Population

Eigenwert	1,2923	0,9809
Anteil	0,431	0,327
Kumulativ	0,431	0,758
Variable	Faktor1	Faktor2
Kopfkapselbreite (mm)	0,673	-0,259
Thoraxbreite (mm)	0,691	-0,114
Femurlänge (mm)	0,264	0,959
Faktor	statistischer Test	p
1	ANOVA	<0,0001 (B-F***, B-H***, G-F***, G-H***)

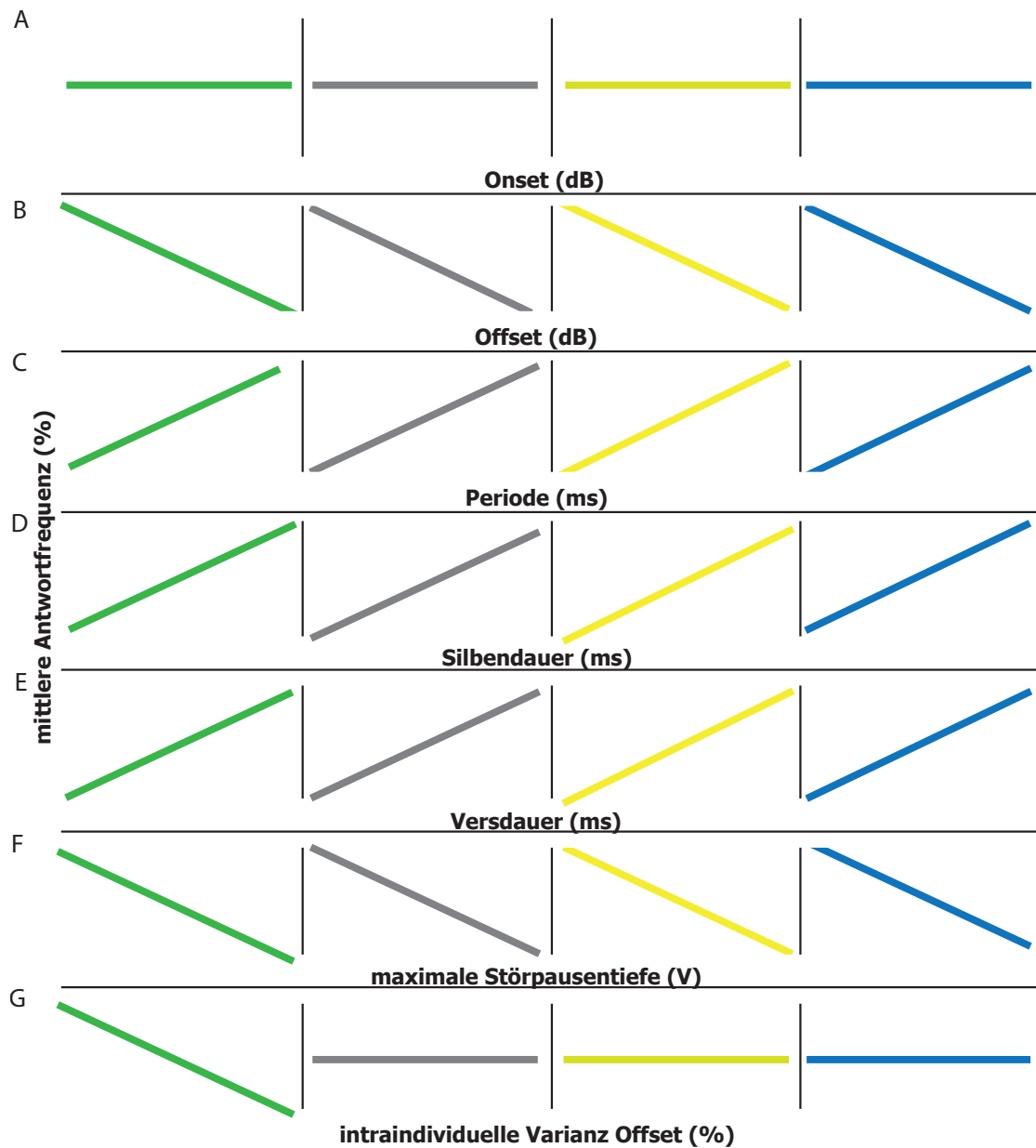


Abbildung 6.7: Die Antwortfrequenz verschiedener Weibchenpopulationen auf ausgewählte Gesangsmerkmale der Männchen aller Populationen.

Dargestellt sind Korrelationen (45° : positiv, -45° : negativ, 0° : n.s.) zwischen der mittleren Antwortfrequenz der Weibchenpopulationen Bielefeld (grün), Göttingen (grau), Freiburg (gelb) und Hoppegarten (blau) und den Parametern Offset (A), Periode (B), Silbendauer (C), Versdauer (D) maximale Störpausentiefe (E) sowie intraindividuelle Varianz des Offsets (F) (aufgenommen und getestet bei 30°C); N je 15 Weibchen, 40 Männchengesänge

Es ergab sich ein Hauptfaktor, der mit den Merkmalen Kopfkapselbreite und Thoraxbreite 43% der Varianz erklärt. Dieser Faktor war bei den Weibchen aus Bielefeld und Göttingen signifikant größer als bei denen aus Hoppegarten und Freiburg (ANOVA: $p < 0,0001$; siehe Tabelle 6.5).

Die Hauptkomponentenanalyse der Gesangs- und Morphologiemerkmale

Bei der Betrachtung der Hauptkomponentenanalyse von Gesangs- und Morphologiemerkmalen ergaben sich vier Hauptfaktoren. Der erste wurde vor allem durch Silben-Pausen-Verhältnis, maximale Störpausentiefe, Onset-Anstiegsdauer, Silbendauer und Offset (gemischter Faktor) geladen. Der zweite Faktor setzte sich aus Periode, Silbendauer, Pausendauer und maximaler Störpausentiefe zusammen (Faktor der zeitlichen Parameter), während der dritte sich vor allem aus Onset, Offset und der Versdauer berechnete (Faktor für Amplitudenmodulation). In dem vierten Faktor fanden sich vor allem die Parameter Kopfkapselbreite, Thoraxbreite, Femurlänge und Versdauer (Faktor für Morphologie). Die Faktoren 1, 2 und 3 sind in allen Populationen ähnlich, doch der Faktor 4 ist in den Gruppen der Weibchen aus Göttingen und Bielefeld signifikant größer als in denen aus Hoppegarten und Freiburg (ANOVA: $p < 0,001$; siehe Tabelle im Anhang).

6.3.6 Die Abhängigkeiten zwischen der Antwortwahrscheinlichkeit der Weibchen und einzelnen Gesangsparametern der eigenen Populationen

Die Göttinger Weibchen bevorzugten hohe Onsets bei den Männchen der eigenen Population, wie schon dem vorangegangenen Kapitel zu entnehmen ist.

Die Bielefelder, Freiburger und die Hoppegärtner Weibchen zeigten keine Korrelationen zwischen ihrer mittleren Antwortfrequenz und den Gesangsparametern oder deren Varianzen der Männchengesängen der eigenen Population.

6.3.7 Die Abhängigkeiten zwischen der Antwortwahrscheinlichkeit der Weibchen jeder Population mit einzelnen Gesangsparametern aller Populationen

Wenn man alle getesteten Männchengesänge mit der Antwortfrequenz der Bielefelder Weibchen korrelierte, sah man, dass Weibchen Gesänge mit tiefen Offsets (Spearman: $r = -0,601$, $p < 0,0001$), langen Perioden (Pearson: $r = 0,546$, $p = 0,0003$, Abb. 6.7; =Pausen, Silben) sowie langen Versen (Spearman: $r = 0,313$, $p = 0,049$), minimalen Störpausentiefen (Spearman: $r = -0,541$, $p = 0,0003$) und kleinen Varianzen der Silbendauer (Pearson: $r = -0,319$, $p = 0,045$) stark signifikant und Gesänge mit geringer Offsetvarianz (Pearson: $r = -0,307$, $p = 0,054$) tendenziell bevorzugten.

Göttinger Weibchen bevorzugten tiefe Offsets (Spearman: $r = -0,312$, $p = 0,05$), lange Perioden (Pearson: $r = 0,364$, $p = 0,02$) und Silben (Pearson: $r = 0,343$, $p = 0,03$) sowie lange Verse (Spearman: $r = 0,341$, $p = 0,032$).

Freiburger präferierten tiefe Offsets (Spearman: $r = -0,359$, $p = 0,023$) und es gab eine starke positive Korrelation zwischen der Antwortfrequenz und der Periodendauer (Spearman: $r = 0,525$, $p = 0,0005$), der Silbendauer (Spearman: $r = 0,538$, $p = 0,0003$) sowie

der Versdauer (Spearman: $r=0,35$, $p=0,027$) und der minimalen Störpausentiefe (Spearman: $r=-0,407$, $p=0,009$).

Signifikante negative Korrelationen zwischen der Antwortwahrscheinlichkeit und dem Offset (Bevorzugung akzentuierter Pausen, Spearman: $r=-0,314$, $p=0,048$) und positive Abhängigkeiten mit der Periode sowie der Silbendauer (beides Pearson: $r=0,519$, $p=0,0006$; $r=0,526$, $p=0,0005$) fanden sich bei den Hoppegärtner Tieren. In dieser Population wurden Männchen mit langen Versen bzw. kleinen maximalen Störpausentiefen und langen Onset-Anstiegsdauern (jeweils Spearman: $r=0,457$, $p=0,003$; $r=-0,490$, $p=0,001$; $r=0,320$, $p=0,044$) bevorzugt.

Die Ergebnisse sind schematisch in Abbildung 6.7 nachzuvollziehen.

6.3.8 Die Präferenz der Weibchen für einige Morphologieparameter der Männchen

Bei ihrem Antwortverhalten zeigten die Weibchen aus Bielefeld eine Präferenz für Gesänge der Männchen ihrer eigenen Population, die eine hohe Zahndichte auf dem Femur besitzen.

Zwischen der Antwortfrequenz der Bielefelder Weibchen und den Morphologieparametern der getesteten Männchen ihrer eigenen Population ließen sich keine signifikanten Korrelationen finden. Man erkannte eine Tendenz dazu, dass Männchen mit großer Femurlänge bevorzugt wurden (Pearson: $r=0,605$, $p=0,064$).

Göttingerinnen bevorzugten die Gesänge der Männchen ihrer eigenen Population mit langen und schweren Femora, welche besonders akzentuierte Onsets produzierten. Dies konnte man auch sehen, wenn man die Antwortfrequenz der Weibchen mit den Morphologiemerkmalen Femurgewicht korrelierte (Pearson: $r=0,657$, $p=0,038$).

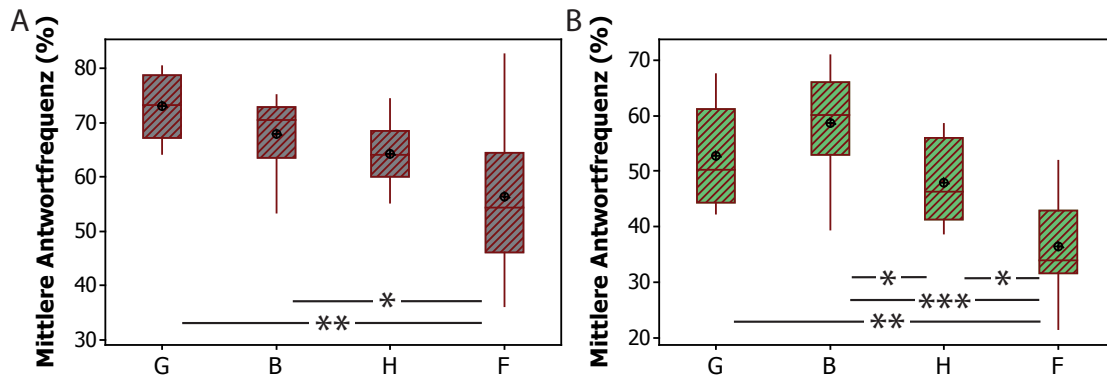
Für die Freiburger Weibchen bedeutete ihre Präferenz für lange Perioden und einen langen Versteil A, dass sie in ihrer eigenen Population Männchen mit breitem Thorax und schweren Femora bevorzugen würden, aber es ließ sich keine signifikante Korrelation zwischen den Morphologieparametern der Männchen aus Freiburg und der Antwortfrequenz feststellen.

Dass die Hoppegärtner Weibchen Gesänge bevorzugten, die lange Perioden und lange Verse (sowie Rampenanteil) beinhalteten, bedeutet, dass sie Männchen ihrer eigenen Population präferieren, die folgende Morphologiemerkmale aufweisen: hohe Zahndichte, wenige Zähne auf Zahnreihe, breite Thoraces.

6.3.9 Die Bevorzugung einer Männchen-Population durch die Weibchen

Die 15 getesteten Bielefelder Weibchen bevorzugten die Männchen ihrer eigenen Populationen vor allen anderen. Alle anderen Populationen beantworteten die Gesänge der Göttinger Männchen am besten (siehe Abb. 6.8).

Am zweitbesten wurden die Bielefelder Männchen (bei den Bielefelder Weibchen die Göttinger Männchen) beantwortet, während die Freiburger Männchen bei jeder Population die geringste mittlere Antwortfrequenz auslösten.



Abbildungung 6.8: Die Antwortfrequenz der Göttinger und der Bielefelder Weibchen auf die Gesänge aller Populationen.

Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter mittlere Antwortfrequenz der Weibchen aus Göttingen (A) und aus Bielefeld (B) mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer; N=15 Weibchen auf 10 Männchengesänge pro Population

6.3.10 Die Infektion mit *Wolbachia sp.* bei verschiedenen Populationen

Bei keinem der Männchen der untersuchten Populationen konnte eine Infektion aufgezeigt werden.

Wie bereits erwähnt, gibt es Hinweise bei einem der Weibchen aus dem Freiland von Göttingen auf eine Infektion mit dem gesuchten Bakterium, bei keiner weiteren Population gab es derlei Indizien.

6.4 Diskussion

6.4.1 Die Unterschiede in den Gesangs- und den Morphologieparametern der Tiere verschiedener Populationen

Die Männchen und Weibchen der Art *Chorthippus biguttulus* zeigten starke morphologische und gesangliche Varianzen zwischen den untersuchten Populationen. In der Morphologie der *Chorthippus biguttulus*-Männchen fand ich signifikante Unterschiede bei der Betrachtung von Femurlänge, Femurbreite, Femurgewicht, Thoraxbreite, Kopfkapselbreite und Zahndichte. Auch die Kopfkapseln und die Thoraces der verschiedenen Weibchen-Gruppen waren unterschiedlich breit. Es gab Unterschiede in den zeitlichen Parametern wie Periodendauer (bedingt durch Pausendauer), der Versdauer sowie den Merkmalen Onset, Offset und den Varianzen des Offsets in den Gesängen der Männchen. Das Silben-Pausen-Verhältnis aller Gruppen war ähnlich. Die Weibchen der vier untersuchten Populationen zeigten keine Unterschiede in den Gesangsmerkmalen.

Die Arbeit von Lehmann und Lehmann (2008) zeigt, dass sich Tiere der Art *Poecilimon thessalicus* in den Populationen stark in morphologischen Parametern unterscheiden. Berger und Gottsberger (2009) dagegen konnten in zwei geografisch getrennten Populationen der Gomphocerinen Heuschreckenart *Stenobothrus coticus* keine Unterschiede in Verhalten oder Morphologie finden.

In ektothermen Arten finden sich einige geografisch bedingte Morphologieparameter. Oft folgen diese Muster den Höhenmetern oder den Breitengraden (Blanckenhorn und Demont, 2004; Chown und Klok, 2003). Dies trifft auch auf Orthopteren zu. Berner und Blanckenhorn (2006) beobachteten eine Korrelation der Körpergröße mit Höhenmetern, während Bidau und Martí (2007), Masaki (1967) und Mousseau und Roff (1989) dies für Breitengrade zeigen konnten. 37% der ektothermen Arten zeigen größere Individuen in kälteren Gebieten (Bergmannsche Regel), während bei 63% entgegengesetzt dieser Regel kleinere Tiere in kühleren Arealen auftreten (Blanckenhorn und Demont, 2004). Vermutet wurde, dass diese Muster Teil einer Folge von adaptativen Antworten auf Temperatur oder Entwicklungszeit sind. Die unterschiedlichen Effekte könnten zusammenhängen und eine Vielzahl von Merkmalsgefällen fördern (Blanckenhorn und Demont, 2004). Jegliche Änderungen in Temperatur (siehe Kapitel 2), Ernährung oder das Vorkommen geografisch bedingter Pathogene, können Einfluss auf die Wachstumsrate und die ultimative Körpergröße haben (Atkinson, 1994; Angilletta und Dunham, 2003). Die Temperatur-Größen-Regel (Atkinson, 1996) zeigt, dass Tiere, die sich in einer kühleren Umgebungstemperatur entwickeln, größere morphologische Merkmale ausbilden. Die Abhängigkeit zwischen Temperatur und Körpergröße ist ein Produkt der phenotypischen Plastizität (v. Bertalanffy, 1960).

Der Freiburger Standort ist der wärmste. Die Tiere dieser Population sollten nach der Temperatur-Größen-Regel die kleinsten der untersuchten sein. Dies trifft auf die Femurlänge, die Femurbreite, die Zahnreihenlänge sowie die Thoraxbreite und die Kopfkapselbreite der Männchen ebenso wie auf die Kopfkapselbreiten und Thoraxbreiten der Weibchen zu. Die Temperaturen der anderen Standorte sind einander vergleichsweise ähnlich, man würde also bei ausschließlicher Untersuchung auf diese Regel hin nur geringe Unterschiede zwischen den Populationen vermuten. Dies trifft allerdings nicht zu.

Auch die Ernährung, die zum Teil von der Temperatur abhängt, kann großen Einfluss auf die Morphologie der Tiere haben. Viele Studien zeigen, dass die Futterverfügbarkeit einen enormen Einfluss auf die Kondition haben (Singer und Thomas, 1996; Hanski, 2001). Für einige Feldheuschrecken konnten positive Effekte zwischen reichhaltigem Futterangebot und einigen Fitness-Parametern demonstriert werden (z.B. Bernays und Bright, 1993; Bernays und Minkenberg, 1997; Miura und Ohsaki, 2004; Unsicker et al., 2008). Unsicker et al. (2009) zeigen, dass Unterschiede in der Abundanz und ihrer Fitness zwischen verschiedenen Standorten positiv mit der Futterpflanzendiversität der Gebiete korreliert. Franzke et al. (2010) konnten zeigen, dass verschiedene Futterzusammensetzungen bei *Chorthippus parallelus* keinen Effekt auf die Fitness der Tiere hatte. Berner und Blanckenhorn (2006) beobachteten für die Heuschreckenart *Omocestus viridulus*, dass Individuen einen Stickstoff-Engpass mit kompensatorischem Futter ausgleichen. Diese Tiere sind fähig, bei entsprechendem Angebot, Gräser mit unterschiedlichem Nährstoffen auszuwählen. Leiden sie permanent unter Stickstoffmangel, so macht sich dies an einem geringeren Körpergewicht bemerkbar.

Da ich die Entwicklungszeiten der Tiere, die ja ebenfalls mit der Temperatur zusammenhängt, nicht aufgenommen habe, ist ein Zusammenhang hiermit nur spekulativ. Zudem lassen die widersprüchlichen Ergebnisse weitere Komponenten vermuten, die Einfluss auf die Morphologie der Imagos nehmen. So könnten auch ein unausgewogenes Futter oder Futtermangel für verschiedene Ausprägung morphologischer und da-

Tabelle 6.6: Eigenschaften der Standorte aller vier Populationen.

Dargestellt wurden die Parameter der vier Populations-Standorte Bielefeld (B), Göttingen (G), Freiburg (F) und Berlin/Hoppegarten (H), geschätzte Ränge betreffen ausschließlich die vier Populationen, der kleinste Rang bedeutet die kleinste Größe, die Wetterdaten sind der Internet-Seite des Deutschen Wetterdienstes entnommen

Parameter	B	G	F	H
Jahresmittel Temperatur (°)	8,5	8,7	10,8	8,4
Jahresniederschlagsmenge (mm)	886	644	955	577
mittlere Temperatur Juni (°)	15	16	18	17
mittlere Temperatur Juli (°)	17	17	20	18
mittlere Temperatur August (°)	17	17	19	18
Genpoolgröße, -veränderung (geschätzter Rang)	1	3	2	1
anthropomorpher Lärm (geschätzter Rang)	4	1	1	2
Hybridisierungsrisiko (geschätzter Rang)	1	2	2	1

mit auch der gesanglichen Merkmale verantwortlich sein. Weitere Analysen müssten diesen Sachverhalt klären. Ebenfalls zeigen interspezifische Interaktionen und abiotische Faktoren Abhängigkeiten zu der Merkmals-Entwicklung einer Population. So spielt auch die Prädatorendichte ein Rolle. Bei intraspezifischer Kommunikation gibt es häufig ungewollte Rezipienten (vergl. Darwin, 1871), die diese Signale zur Beute-lokalisierung nutzen. Gerade repetitive Signale locken Parasiten und Räuber an (Zuk und Kollura, 1998), wie es bei den Parasitoiden von Grillen beobachtet werden konnte, die die Männchengesänge zur Ortung der Beute benutzen (Cade, 1975). Es konnte nachgewiesen werden, dass in einer lauten Umgebung die Merkmalsausprägung anders gestaltet ist als in leisen Umgebungen (zusammengefasst in Brumm und Slab-bekoorn, 2005). Vermutet man eine Adaptation an die Lautstärke der Standorte, so würde man in lauten Standorten einen hohen Onset und einen tiefen Offset (also eine relativ hohe Amplitude der Silbe) vermuten, um die Detektierbarkeit der Silbe zu gewährleisten (Creutzig et al., 2009). Die Population, an der der höchste anthropomorphe Lärm wahrgenommen wurde, ist die Bielefelder. Dieser Standort wird von einer Autobahn und einer vielbefahrenen Bahnstrecke begrenzt. Sowohl die Offset- als auch die Onset-Werte der Bielefelder Männchen sind extrem im Populationsvergleich. Die Tiere passen sich unter Umständen bei der akustischen Kommunikation den Umweltbedingungen an, um das Signal-Rauschverhältnis zu optimieren. Auch kann die Populationsdichte einen Einfluss auf die Gesangsparameter haben. Bei wenigen Artgenossen auf großer Fläche sollte der Gesang der Männchen lauter, länger und häufiger sein, um die Rezeptionswahrscheinlichkeit durch die Weibchen zu erhöhen. Auf verschiedene Populationsdichten könnten die unterschiedlichen Versdauern der Männchengesänge hinweisen. So zeigen die Männchen aus Freiburg und Hoppegarten sehr kurze Verse, während die der Göttinger Population extrem lang sind.

Die Laubheuschrecken der Art *Aglaothorax morsei* zeigen starke Unterschiede im Gesang, je nach Standort der Population (Cole, 2010). In dichter Vegetation finden wir wesentlich stärkere Streuung und Echo der akustischen Signale (Michelsen und Larsen, 1983; Richards und Wiley, 1980; Römer und Lewald, 1992). Wind und sich bewegendes Gras führen zu Frequenzveränderung, was hauptsächlich den Bereich unter 50 Hz betrifft (Richards und Wiley, 1980; Michelsen und Larsen, 1983). Relativ attraktive Männchengesänge von *Chorthippus biguttulus* bleiben auch unter zunehmendem Rau-

schen länger attraktiv als von vornherein unattraktive Gesänge (Einhäupl et al., 2011).

Lärm (Rauschen), welcher durch arteigene und geschlechtsidentische Sänger produziert wird, zeigt starken Einfluss auf das Auflösungsvermögen der Tiere (Ronacher und Hoffmann, 1983). Das Signal-Rausch-Verhältnis kann durch die Verwendung von Breitbandrauschen als Trägerfrequenz (Römer und Lewald, 1992; Römer et al., 1989), wie wir sie bei *Chorthippus biguttulus* finden, durch das Produzieren der Signale an erhöhten Orten (Rheinlaender und Römer, 1986; Arak und Eriksen, 1992) sowie die Wahl der Tageszeit (Richards und Wiley, 1980) minimiert werden. Hohe Amplitudenmodulationen verringern das Signal-Rauschverhältnis, sind aber wahrscheinlich energetisch aufwendiger in der Produktion, wie Michelsen und Larsen (1983) sowie Bennet-Clark (1998) anführen.

Handelt es sich bei den Populationen um verschieden „junge“ Populationen, so kann dies auch ein Grund für verschiedene Merkmalsausprägungen sein. Populationen, die erst in jüngerer Zeit durch Abwanderung einzelner Tiere aus anderen Populationen und deren Vermehrung entstanden sind, zeigen einen wesentlich kleineren Genpool als ältere Populationen oder welche, die durch die Abwanderung oder Abspaltung (geografische Isolation) vieler Tiere entstanden sind. Hier stehen sehr viel mehr Gene potentiell zur Verfügung, die zu einer erhöhten Varianz der Gruppe führen können. Bei Gruppen mit kleinem Genpool ist die Varianz geringer, es kann sich aber um Tiere mit relativ extremen Charakteristika handeln.

Die Populationen aus Hoppegarten und Bielefeld sind relativ isolierte Populationen, da sie sich in Gebieten befinden, die von bewirtschafteten Flächen bzw. Straßen und Bahngleisen begrenzt werden, die den Tieren weder Schutz noch Nahrung bieten. Die Gruppe war relativ klein. Es ist zu erwarten, dass es wenig Migration gibt. Dies könnte eine Erklärung für die relativ große Ausprägung der morphologischen Merkmale im Vergleich zu den anderen Populationen erklären. Die Göttinger Population sowie die Freiburger Gruppe sind auf großen, zusammenhängenden Flächen beheimatet. Es bestehen potentiell große Genpools und diese werden durch Migration ständig verändert. Hier erwarten wir eine größere Varianz der Merkmale. Dies trifft auf einige Merkmale zu, ist aber keine über alle betrachteten Charakteristika konstante Beobachtung.

In den Standorten finden sich verschiedene Hybridisierungswahrscheinlichkeiten, da die Anzahl und die Dichte der Individuen der Schwesternarten differiert. Nach meinen Beobachtungen sollten die Göttinger sowie die Hoppegärtner Männchen exakt in ihrem artspezifischen Silben-Pausen-Verhältnis und der Verslänge singen, um die Weibchen von Paarungen mit artfremden Männchen zu bewahren. In diesen Standorten fanden sich viele Tiere der Arten *Ch. brunneus*, *Ch. mollis* sowie *Ch. dorsatus*. Diese Vermutung lässt sich nach Betrachtung der Silben-Pausen-Verhältnisse sowie deren Varianzen nicht bestätigen.

Nicht aufzulösen ist, ob die von der Umwelt „erzwungene“ Morphologie die Gesangsmerkmale diktiert, oder ob die Selektion, sei sie natürlich oder sexuell, die Ausprägung der Morphologieparameter beeinflusst hat.

Die Entdeckung der morphologischen und gesanglichen Unterschiede geografisch getrennter Populationen setzt spezifische evolutionäre Mechanismen voraus, die die Diversität geschaffen haben. Hier sind Hybridisation und Selektion zu nennen (zusam-

mengefasst in Futuyma, 1998). Populationen mit intermediären Gesangsparametern könnten Populations-Hybride repräsentieren. Die Gesänge der Orthopteren sind komplex polygenetisch vererbte Merkmale (Shaw et al., 2007) und Hybridgesänge können intermediär zwischen denen der Eltern sein, aber auch nur von einem Eltern beeinflusst werden (Ritchie, 2000; Gottsberger und Mayer, 2007; v. Helversen und v. Helversen, 1975). Was die Selektion als Erklärung der Diskrepanzen betrifft, können drei Hypothesen aufgegriffen werden: Arterkennung, sexuelle Selektion und natürliche Selektion. Gesangsvariationen könnten durch natürliche Selektion auf Arterkennung entstanden sein (zusammengefasst in Coyne und Orr, 2004), während derer sich die Partnererkennung als Hybridisationsbarriere etablierte. Die Selektion auf Arterkennung wird vorhergesagt für Randgebiete der Artverbreitung, da sie die „stepping-stone“-Populationsstruktur fördert (Liou und Price, 1994; Servedio und Noor, 2003).

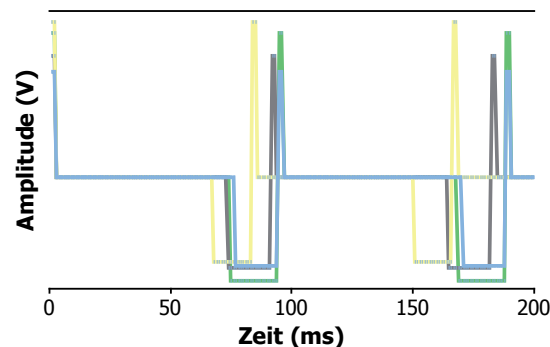


Abbildung 6.9: Die Gesänge der Männchen verschiedener Populationen.

Dargestellt sind schematisch 200 ms der Umhüllenden der Gesänge, welche die Mittelwerte der Gesangsparameter der Männchen aus Bielefeld (grün), Göttingen (grau), Freiburg (gelb) und Hoppegarten (blau) repräsentieren, aufgetragen sind die Amplitude gegen die Zeit, die Amplitude der Silbe wurde jeweils auf den Wert 1 skaliert, jeder Gesang beginnt beim Maximum des Onsets

Aufgrund der unterschiedlichen Gesänge und morphologischen Merkmale in den verschiedenen Populationen liegt der Verdacht nahe, dass die sexuelle und die natürliche Selektion auf die Tiere der Gruppen verschiedener Standorte unterschiedlich wirkt. Dies müsste sich an der Präferenz der Weibchen für die Gesänge bemerkbar machen.

Alle Weibchen, gleich welcher Population sie entstammen, präferierten Gesänge mit langen Versen, kleinen maximalen Störpausen und langen Silben bzw. Perioden. Alle Weibchen zeigten eine Bevorzugung niedriger Offsets. Es ist also eine gewisse Einigkeit zu erkennen. Die Weibchen akzeptieren auch Gesänge, die Merkmalsausprägungen aufweisen, die in ihrer eigenen Population nicht vorkommen. Für weitere Studien müsste man sowohl die Populationsdichte abschätzen als auch die Lautstärke der Standorte messen. Ebenso müssten die Gesangsfrequenz sowie die Gesangslautstärke per se aufgenommen werden und es sollte die Stichprobenanzahl erhöht werden.

7 Allgemeine Diskussion

In dieser Arbeit sollte geklärt werden, welche Informationen in den Gesängen der Männchen der Art *Chorthippus biguttulus* enthalten sind und wodurch die Gesangsmerkmale beeinflusst werden. Ich überprüfte, ob die Männchengesänge Informationen über die Temperatur, das Alter, die Morphologie, die Neurobiologie, das Immunsystem oder die Populationszugehörigkeit beinhalten. Danach untersuchte ich, welche dieser Faktoren die Weibchen theoretisch aus den Gesängen extrahieren können und welche Eigenschaften von Männchen präferiert werden. Zusätzlich untersuchte ich Populationsunterschiede und den Sexualdimorphismus dieser Art.

7.1 Die Beeinflussung der Gesänge

Die Gesänge der *Chorthippus biguttulus*-Männchen hängen, wie in den vorherigen Kapiteln gezeigt und diskutiert, von vielen Faktoren ab. Zum einen möchte ich die inneren Parameter der Tiere, die die Gesangsmerkmale beeinflussen, diskutieren. Hierzu gehören die Morphologie und die Neurobiologie der Tiere. Beide haben große Auswirkungen auf die Gesangsparameter der Männchen. In Kapitel 3 konnte ich zeigen, dass Männchen mit größeren Beinen höhere Onsets sowie längere Verse produzieren und dass die Phasenverschiebung der Hinterbeine bei der Gesangsproduktion die maximalen Störpausen definiert. Sowohl die Morphologie als auch die Neurobiologie werden beeinflusst durch die Bedingungen während des Embryonalstadiums und der postembryonalen Entwicklungszeit. Während dieser Phasen können die Temperatur, die Nahrungsversorgung und die Populationsdichte sich auf die Kondition des adulten Tieres auswirken. Nahrungsmangel während des Nymphenstadiums kann zu kleineren adulten Tieren und Mangelernährung kann zu Häutungsschwierigkeiten oder morphologischen Defiziten führen (Roe et al., 1985; Whitman, 1986; Mousseau, 1997; Telfer und Hassall, 1999). Bei hoher Temperatur zeigen die Nymphen höhere Wachstumsraten (Stinner et al., 1974; Logan et al., 1976; Kramer et al., 1991; Lactin et al., 1995) und auch die Wasserversorgung hat einen Einfluss (Salt, 1949, 1953; Slifer, 1958; Moriarty, 1969a,b; Ingrisch, 1983). Je dichter die Population ist, in der ein subadultes Tier aufwächst, desto kleiner wird es in vielen Arten (Long und Zaher, 1958). Auch Pathogene oder Räuber haben Einfluss auf die Morphologie eines Männchens.

Neben den Entwicklungsbedingungen spielt natürlich auch die genetische Veranlagung eines Tieres eine Rolle. Stammt ein Tier von einem großen Vater ab, so hat es ebenfalls das Potential, größere Morphologiemerkmale auszubilden, wie bei Grillen gezeigt werden konnte (Simmons, 1987). Zwischen der Immunkompetenz, Morphologie sowie den Gesangsmerkmalen eines Männchens konnten ebenfalls Zusammenhänge beobachtet werden (siehe Kapitel 4). Große Männchen erreichen einen höheren Wert in der Umkrustung eines Fremdkörpers und zeigen attraktivere Gesangsmerkmale. Die Immunkompetenz wird möglicherweise ebenfalls durch die Populations-

dichte beeinflusst, wie es bei Grillenmännchen (Bailey et al., 2011) der Fall ist. Auch das Nahrungsangebot wird eine Rolle spielen, da die Aufrechterhaltung eines intakten Immunsystems energetisch aufwendig ist (zusammengefasst in Schmid-Hempel, 2003; Adamo et al., 2001; Zuk, 1996; Zuk und McKean, 1996; Klein und Nelson, 1997). Wie genau die Zusammenhänge zwischen Immunsystem, Morphologie und Gesang sind, ist unklar. Auf all diese Parameter -Morphologie, Neurobiologie und Immunität- kann die natürliche sowie die sexuelle Selektion wirken und natürlich sind Wechselwirkungen zwischen diesen denkbar.

Wie ich in Kapitel 2 zeigte, ist der Gesang der Männchen in einigen Merkmalen auch altersabhängig. Männchen, die die 4. Woche ihres Adultstadiums erreichen, produzieren einen sehr viel tieferen Offset als jüngere Männchen. Das potentielle Maximalalter eines Männchens ist ebenfalls abhängig von den Entwicklungsbedingungen, der Nahrung, der Wasserverfügbarkeit, den genetischen Voraussetzungen, von Prädatoren und Krankheitserregern.

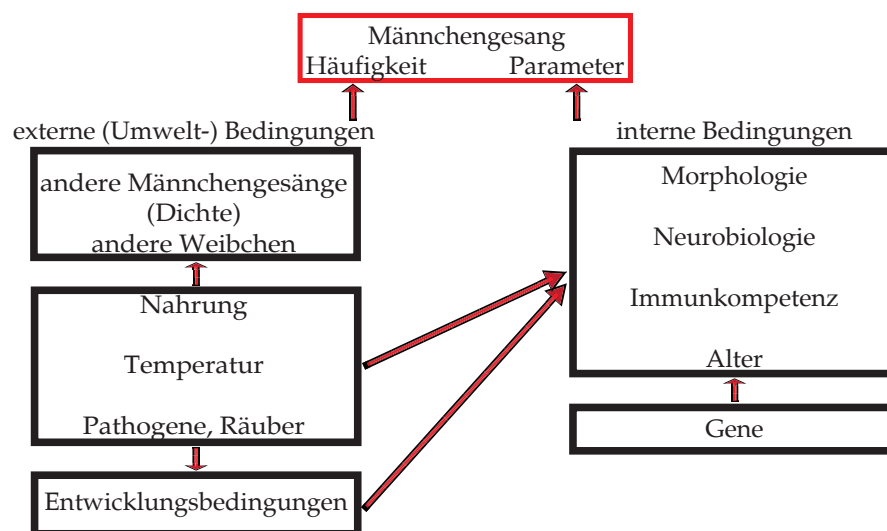


Abbildung 7.1: Die Abhängigkeit der Männchengesänge von internen und externen Faktoren.

Zusätzlich wären die sogenannten äußeren Faktoren zu diskutieren, die direkten Einfluss auf die Gesangshäufigkeit und die Anzahl der Verse pro Gesang haben. Da die Tiere wechselwarm sind und gezeigt werden konnte, dass die Tiere erst ab einer bestimmten Temperatur regelmäßig singen, gehört die Außentemperatur dazu. Die Temperatur hat aber auch einen Einfluss auf die Gesangsparameter Silben- und Pausendauer (siehe Kapitel 2 und v. Helversen 1972). Eng mit der Temperatur verknüpft ist die Nahrung, die den Tieren in ihrem Adultstadium zur Verfügung steht. Hier ist zum Einen die Zusammensetzung bzw. Ausgewogenheit von Bedeutung, zum Anderen die vorhandene Menge. Hungernde Tiere werden sich häufiger mit der Nahrungssuche als mit dem Balzgesang beschäftigen. Auf die Häufigkeit des Gesangs der Männchen hat auch die Populationsdichte einen Einfluss. Diese wiederum hängt von der Temperatur, dem Nahrungsangebot sowie dem Alter der Population ab. Eine Population, die sich gerade gebildet hat, weist eine geringere Dichte auf. Männchen werden durch Gesän-

ge anderer Männchen stimuliert, ebenfalls zu singen (v. Helversen, 1972; v. Helversen und v. Helversen, 1997; Krahe et al., 2002). Als Grund hierfür ist eine Erhöhung der Wahrscheinlichkeit für einen Antwortgesang der Weibchen denkbar. Je mehr Männchen singen, desto wahrscheinlicher wird er von Weibchen gehört. Wichtig ist natürlich auch der Weibchengesang, der umso häufiger zu hören ist, je größer die Dichte an Tieren ist und den Wechselgesang sowie das Phonotaxis-Verhalten der Männchen auslöst (Faber, 1953; v. Helversen und v. Helversen, 1994). Dieser Weibchengesang hängt von ähnlichen Bedingungen ab wie der Männchengesang. Hierzu kommt noch der Eiablagezyklus, der die Motivation des Weibchens stark beeinflusst (Renner, 1952; Haskell, 1958; Loher, 1962), der Häutungszeitpunkt und die vorherigen sexuellen Aktivitäten (Renner, 1952; Kriegbaum und v. Helversen, 1992; v. Helversen, 1972). Die Frequenz der Weibchengesänge hängt natürlich auch von der Attraktivität des gehörten Gesangs ab. Im nächsten Abschnitt möchte ich auf die Weibchenpräferenzen eingehen.

7.2 Die Präferenzen der Weibchen

Aufgrund ihrer wenigen Paarungen und der limitierten Anzahl an Eiern könnte die Paarung mit einem Männchen einer anderen Art zur Folge haben, dass die Weibchen keine oder wenige Nachkommen haben oder dass diese Nachkommen weniger Reproduktionserfolg aufweisen. Hybridisierung zwischen den Schwesternarten der *Chorthippus*-Gruppe konnte oft beschrieben werden. So gab es artifiziiell erzeugte Hybride zwischen *Chorthippus biguttulus* und *Ch. mollis* (v. Helversen und v. Helversen, 1975) sowie natürliche Bastarde in Hybridzonen zwischen *Chorthippus brunneus* und *Chorthippus jacobsi* (Bridle et al., 2002) sowie den Unterarten *Chorthippus parallelus parallelus* und *Chorthippus parallelus erythropus* in den Pyrenäen (Butlin und Hewitt, 1985). Die Artbastarde zwischen *Chorthippus biguttulus* und *Ch. brunneus* weisen eine Verhaltensterilität auf (Gottsberger und Mayer, 2007), da die Gesänge der Hybrid-Männchen unattraktiv auf Weibchen beider Arten wirken. In dieser Studie wurde gezeigt, dass die Gesänge der untersuchten Artbastarde der F1- und der F2-Generation intermediär ausgebildet sind, was Silbenanzahl und -dauer betrifft. Die artspezifische Silbenstruktur geht in den Hybriden weitgehend verloren (Gottsberger und Mayer, 2007; v. Helversen und v. Helversen, 1975). Dies wird als Ergebnis der Inkompatibilität neuronaler Netzwerke gedeutet, die die Stridulationsbewegungen kontrollieren.

Sexuelle Selektion betrifft jene Merkmale, die den Paarungserfolg maximieren. Die Weibchen, die in dieser Art das selektierende Geschlecht sind, sollten die Männchen auswählen, die die beste Aussicht bieten, viele Nachkommen zu produzieren.

Weibchen wählen die Männchen aus, die besonders attraktive Gesänge produzieren. Diese attraktiven Gesänge haben Eigenschaften, die mit der Morphologie, der Neurobiologie, dem Immunsystem und dem Alter korreliert sind. Männchen, die durch die Produktion besonders tiefer Offsets, hoher Onsets, kleiner Störpausen, langer Perioden und Versen von den Weibchen präferiert werden, zeigen große Morphologiemerkmale und einen gut funktionierenden Mustergenerator (siehe Kapitel 3), eine hohe Immunkompetenz (siehe Kapitel 4) und ein hohes Alter (siehe Kapitel 2). Es handelt sich also um ein ehrliches Signal.

Wenn diese Gesangsmerkmale und die mit ihnen verknüpften Charakteristika auch an die nächste Generation weitergegeben werden, werden auch die Nachkommen groß

7 Allgemeine Diskussion

und gesund, haben ein intaktes Immunsystem und werden potentiell alt, was ihnen wahrscheinlich die Möglichkeit zu vielfacher Paarung gibt (good genes). Zusätzlich singen die männlichen Nachkommen attraktiv, werden also häufiger von Weibchen als Paarungspartner ausgewählt (Sexy-Son-Hypothese), die Gene breiten sich so besser aus.

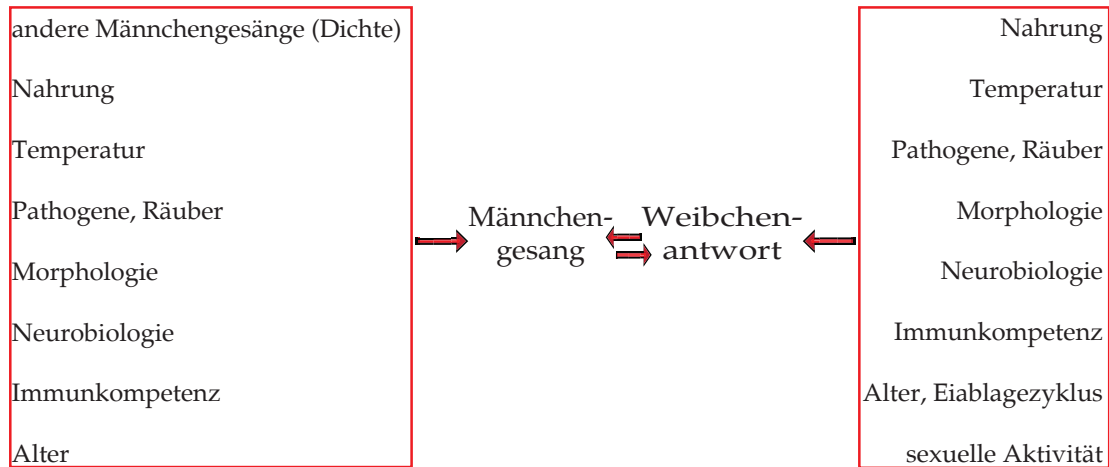


Abbildung 7.2: Die Abhängigkeit der Männchen- und Weibchengesänge von inneren und äußeren Faktoren.

7.3 Die Populationsunterschiede

Viele der genannten Faktoren hängen eng von dem Standort der Population ab. Die geographische Lage hat großen Einfluss auf die biotischen und abiotischen Parameter (Berven und Gill, 1983; Peters, 1983; Sandland und Minchella, 2004). Wie ich zeigen konnte, weisen Artgenossen an verschiedener Standorte große morphologische und ethologische Unterschiede auf (siehe Kapitel 6). Die Gesänge der Männchen sind ausschließlich bei dem artspezifischen Gesangsparameter Silben-Pausen-Verhältnis über alle untersuchten Populationen gleich. Die genannten Unterschiede könnten möglicherweise auf Differenzen im Genpool und die Beschaffenheit der Umgebung (wie oben erläutert) zurückzuführen sein. Die Präferenz der Weibchen für bestimmte Gesangsmerkmale bleibt aber über die Populationen weitgehend konstant. Alle Weibchenpopulationen bevorzugten im Mittel ihrer Population tiefe Offsets, lange Perioden (Silbendauern), lange Versdauern und geringe Störpausentiefe.

7.4 Mögliche weiterführende Versuche

Einige offene Fragen in Bezug auf das Partnerwahlverhalten und die im Gesang der Männchen enthaltenen Informationen konnten durch diese Dissertation beantwortet werden, doch es besteht noch immer Forschungsbedarf.

Die Ergebnisse der Männchen-Immunkompetenz-Versuche sollten in einer zukünftigen Studie durch weitere Tests, z.B. durch Hämolympfuntersuchungen, gestützt wer-

den. In diesem Zusammenhang wären Messungen der Überlebenswahrscheinlichkeit der Tiere denkbar. Des Weiteren könnte man die Anzahl der Spermien oder den Fortpflanzungserfolg anhand von Nachkommenzählungen quantifizieren und diese mit morphologischen, gesanglichen und anderen physiologischen Merkmalen korrelieren. Auch die Vererbbarkeit dieser Charakteristika wäre ein interessantes Studienfeld.

Im Freiland sollte man den tatsächlichen Reproduktionserfolg testen. So gibt es bislang keine Anhaltspunkte, ob sich die Antwortfrequenz der Weibchen, die unter Laborbedingungen ermittelt wurde, auch unter natürlichen Bedingungen in höherem Reproduktionserfolg, wie Paarungsanzahl oder Zahl der Nachkommen, niederschlägt.

Die Präferenz der Weibchen für Männchengesänge sollte mit den einzelnen, jetzt signifikant mit der Antwortfrequenz korrelierenden Gesangsparametern getestet werden. In künstlich hergestellten Reizen, in denen nur ein Parameter variiert wird, können echte Präferenzen für die Ausbildung eines Merkmals von Nebeneffekten diskriminiert werden. So war nicht klar, ob z.B. die Periodendauer der Männchengesänge, die positiv mit der Antwortfrequenz korrelierte, eine echte Präferenz war oder ob die Silbendauer, die rechnerisch die länger andauernden Perioden beeinflusste, die erhöhte Antwortbereitschaft provozierte.

Wie oben erwähnt sollten die Weibchenwahlversuche auch im Freiland unter natürlichen Bedingungen untersucht werden, da im Labor keinerlei extrinsisches Rauschen Einfluss auf die Rezeption der Gesänge durch die Weibchen hat. In der Natur können Wind und Vegetation sowie inter- und intraspezifischer Lärm die Gesänge verändern und so eine Rolle für das Antwortverhalten spielen.

7.5 Fazit

Durch die Aufnahme der Männchengesänge bei verschiedenen Temperaturen und in verschiedenen Altern der Tiere, die Gesangsanalyse, Aufnahme der Morphologieparameter, Positionsdetektoraufnahmen, Immunkompetenzmessungen sowie dem Vergleich der Gesangs- und Morphologieparameter von F1- und Freiland-Männchen, dem Vergleich mit Weibchen und verschiedener Populationen, konnte ich einige neue Ergebnisse aufzeigen.

Ich konnte in dieser Arbeit zeigen, dass es Abhängigkeiten zwischen den Gesangsparametern der Männchen und der Umwelttemperatur, der Morphologie, der Phasenverschiebung der Beine, der Immunkompetenz und in geringem Maße auch des Alters gab. Die Weibchen bevorzugten Gesänge mit tiefen Offsets, langen Perioden, Silben, Versen und geringen Störpausen. So wurden Männchen mit starker Immunkompetenz, großen Beinen und großer Phasenverschiebung der Hinterbeine präferiert.

Weibchen waren wesentlich größer als die Männchen und wir fanden geschlechtsspezifische Gesänge. Es traten starke Populationsunterschiede in Gesang und Morphologie auf und ich fand große Differenzen in diesen Merkmalen zwischen Freiland- und F1-Männchen.

Literaturverzeichnis

- Abouheif, E. und Fairbairn, D.J.: A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. In: *American Naturalist*, Band 149:S. 540–562, 1997.
- Adamo, S.A., Jensen, M. und Younger, M.: Changes in lifetime immunocompetence in male and female *Gryllus texensis* (formerly *G. integer*): trade-offs between immunity and reproduction. In: *Animal Behaviour*, Band 62(3):S. 417–425, 2001.
- Ahtiainen, J.J., Alatalo, R.V., Kortet, R. und Rantala, M.J.: Sexual advertisement and immune function in an arachnid species (Lycosidae). In: *Behavioral Ecology*, Band 15:S. 602–606, 2004.
- Alcock, J.: *Animal behavior : an evolutionary approach*. Sinauer Associates (Sunderland, Mass.), 2005.
- Anderson, M.: *Sexual selection*. Princeton, NJ, 1994.
- Angilletta, M.J. und Dunham, A.E.: The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. In: *American Naturalist*, Band 16:S. 2332–2342, 2003.
- Arak, A.: Sexual dimorphism in body size: a model and a test. In: *Evolution*, Band 42:S. 820–825, 1988.
- Arak, A. und Eriksen, T.: Choice of singing sites by male bushcrickets (Tettigonia) in relation to signal propagation. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 30:S. 365–372, 1992.
- Arnqvist, G. und Danielsson, I.: Postmating sexual selection: the effects of male body size and recovery period on paternity and egg production rate in a water strider. In: *Behavioral Ecology*, Band 10:S. 358–365, 1999.
- Atkinson, D.: Temperature and organism size—a biological law for ectotherms? In: *Advances in Ecological Research*, Band 25:S. 1–58, 1994.
- Atkinson, D.: *Animals and temperature: phenotypic and evolutionary adaptation*, Cambridge University Press, Cambridge, Kapitel Ectotherm life history responses to developmental temperature, S. 183–204. 1996.
- Atkinson, D. und Begon, M.: Adult size variation in two cooccurring grasshopper species in a sand-dune habitat. In: *Journal of Animal Ecology*, Band 57:S. 185–200, 1988.
- Atkinson, S.N. und Ramsay, M.A.: Effects of prolonged fasting on the body composition and reproductive success of adult female polar bears (*Ursus maritimus*). In: *Functional Ecology*, Band 9:S. 559–567, 1995.

- Austad, S.N.: A classification of alternative reproductive behaviours and methods for field-testing ESS models. In: *American Zoologist*, Band 24:S. 309–319, 1984.
- Bailey, N.W., Gray, B. und Zuk, M.: Exposure to sexual signals during rearing increases immune defence in adult field crickets. In: *Biology Letters*, Band 7:S. 217–220, 2011.
- Balakrishnan, R. und v. Helversen, D.: Song pattern recognition in the grasshopper *Chorthippus biguttulus*: the mechanism of syllable onset and offset detection. In: *Journal of Comparative Physiology A*, Band 187:S. 255–264, 2001.
- Baldo, L., Dunning Hotopp, J.C., Jolley, K.A., Bordenstein, S.R., Biber, S.A., Choudhury, R.R., Hayashi, C., Maiden, M.C.J., Tettelin, H. und Werren, J.H.: Multilocus sequence typing system for the endosymbiont *Wolbachia pipientis*. In: *Applied and Environmental Microbiology*, Band 72:S. 7098–7110, 2006.
- Bandi, C., Anderson, T.J., Genchi, C. und Blaxter, M.C.: Phylogeny of *Wolbachia* in a filarial nematode. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 265:S. 2407–2413, 1998.
- Barr, A.R.: Cytoplasmic incompatibility in natural populations of the mosquito, *Culex pipiens*. In: *Nature*, Band 283:S. 71–72, 1980.
- Bateman, A.J.: Intra-sexual selection in *Drosophila*. In: *Heredity*, Band 2:S. 349–368, 1948.
- Bauer, M. und v. Helversen, O.: Separate localization of sound recognizing and sound producing mechanisms in a grasshopper. In: *Journal of Comparative Physiology A*, Band 161:S. 95–101, 1987.
- Begon, M.: Grasshopper populations and weather: the effects of insolation on *Chorthippus brunneus*. In: *Ecological Entomology*, Band 8:S. 361–370, 1983.
- Beletzsky, L.D.: Aggressive and pair-bond maintenance songs of female Red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). In: *Zeitschrift für Tierpsychologie*, Band 62:S. 41–54, 1983.
- Bella, J.L., Martinez-Rodriguez, P., Arroyo-Yebras, F., Bernal, A., Sarasa, J., Fernández-Calvín, B., Mason, P.L. und Zabal-Aguirre, M.: *Wolbachia* infection in the *Chorthippus parallelus* hybrid zone: evidence for its role as a reproductive barrier. In: *Journal of Orthoptera Research*, Band 19(2):S. 205–212, 2010.
- Bellmann, H.: *Heuschrecken beobachten - bestimmen*. Melsungen (Neumann-Neudamm), 1985.
- Belovsky, G.W. und Joe, A.: *Population Dynamics*, Academic Press, San Diego, Kapitel The dominance of different regulating factors for rangeland grasshoppers, S. 359–386. 1995.
- Ben-Ari, E.T.O.: Choosy females. In: *BioScience*, Band 50:S. 7–12, 2000.
- Bennet-Clark, H.C.: Size and scale effects as constraints in insect sound communication. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, Band 353:S. 407–419, 1998.

- Berger, D. und Gottsberger, B.: Analysis of the courtship of *Myrmeleotettix antennatus* (Fieber, 1853) - with general remarks on multimodal courtship behaviour in gomphocerine grasshoppers. In: *Articulata*, Band 25:S. 1–21, 2009.
- Bergmann, C.: Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. In: *Göttinger Studien*, Band 3:S. 1595–1708, 1847.
- Bernays, E.A. und Bright, K.L.: Mechanisms of dietary mixing in grasshoppers: a review. In: *Comparative Biochemistry and Physiology*, Band 104:S. 125–131, 1993.
- Bernays, E.A. und Minkenberg, O.: Insect herbivores: different reasons for being a generalist. In: *Ecology*, Band 78:S. 1157–1169, 1997.
- Berner, D. und Blanckenhorn, W.U.: Grasshopper ontogeny in relation to time constraints: adaptive divergence and stasis. In: *Journal of Animal Ecology*, Band 75:S. 130–139, 2006.
- Bertram, S.M.: The influence of age and size on temporal mate signalling behaviour. In: *Animal Behaviour*, Band 60(3):S. 333–339, 2000.
- Berven, K.A. und Gill, D.E.: Interpreting geographic variation in lifehistory traits. In: *American Zoologist*, Band 23:S. 85–97, 1983.
- Bidau, C.J. und Martí, D.A.: *Dichroplus vittatus* (Orthoptera: Acrididae) follows the converse to Bergmann's rule although male morphological variability increases with latitude. In: *Bulletin of Entomological Research*, Band 97:S. 69–79, 2007.
- Blanckenhorn, W.U.: *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanism and Consequences*, Science Publishers, Enfield, NH, USA., Kapitel Causes and consequences of phenotypic plasticity in body size: the case of the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria* (Diptera: Scathophagidae). 2009.
- Blanckenhorn, W.U. und Demont, M.: Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? In: *Integrative Comparative Biology*, Band 44:S. 413–424, 2004.
- Blanckenhorn, W.U. und Fairbairn, D.J.: Life history adaptation along a latitudinal cline in water striders. In: *Journal of Evolutionary Biology*, Band 8:S. 21–41, 1995.
- Blanckenhorn, W.U. und Hellriegel, B.: Against Bergmann's rule: fly sperm size increases with temperature. In: *Ecological Letters*, Band 5:S. 7–10, 2002.
- Blanckenhorn, W.U., Morf, C., Mühlhäuser, C. und Reusch, T.: Spatiotemporal variation in selection on body size in the dung fly *Sepsis cynipsea*. In: *Journal of Evolutionary Biology*, Band 12:S. 563–576, 1999.
- Bonduriansky, R.: The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. In: *Biological Reviews*, Band 76:S. 305–339, 2001.
- Boots, M. und Begon, M.: Trade-offs with resistance to a granulosis virus in the Indian meal moth, examined by a laboratory evolution experiment. In: *Functional Ecology*, Band 7:S. 528–534, 1993.

- Bordenstein, S.R.: *Insect Symbiosis*, CRC Press, New York, NY, Kapitel Symbiosis and the origin of species. 2003.
- Bradbury, J. W. und Vehrencamp, S. L.: *Principles of animal communication*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer, 1998.
- Branson, D.H.: Influence of individual body size on reproductive traits in melanopline grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). In: *Journal of Orthoptera Research*, Band 17(2):S. 259–263, 2008.
- Bridle, J.R., de la Torre, J., Bella, J.L., Butlin, R.K. und Gosálvez, J.: Low levels of chromosomal differentiation between the grasshoppers *Chorthippus brunneus* and *Chorthippus jacobsi* (Orthoptera: Acrididae) in northern Spain. In: *Genetica*, Band 3(4):S. 311–317, 2002.
- Brooks, M.W.: Influence of temperature on the chirp rate of the cricket. In: *Popular Science Monthly*, Band 20:S. 268, 1882.
- Brooks, R. und Kemp, D.J.: Can older males deliver the good genes? In: *Trends in Ecology and Evolution*, Band 16(6):S. 308–313, 2001.
- Brumm, H. und Slabbekoorn, H.: Acoustic communication in noise. In: *Advances in the Study of Behavior*, Band 35:S. 151–209, 2005.
- Brumm, H. und Todt, D.: Male–male vocal interactions and the adjustment of song amplitude in a territorial bird. In: *Animal Behaviour*, Band 67:S. 281–286, 2004.
- Buchholz, R.: Older males have bigger knobs: correlates of ornamentation in two species of curassow. In: *Auk*, Band 108:S. 153–160, 1991.
- Burley, N.: The meaning of assortative mating. In: *Ethology and Sociobiology*, Band 4:S. 191–203, 1983.
- Butlin, R. und Hewitt, G.M.: A hybrid zone between *Chorthippus parallelus parallelus* and *Chorthippus parallelus erythropus* (Orthoptera: Acrididae): behavioural characters. In: *Biological Journal of the Linnean Society*, Band 26 (3):S. 237–299, 1985.
- Cabana, G., Frewin, A., Peters, R.H. und Randall, L.: The effect of sexual size dimorphism on variations in reproductive effort of birds and mammals. In: *American Naturalist*, Band 120:S. 17–25, 1982.
- Cade, W.H.: Acoustically orienting parasites: fly phonotaxis to cricket song. In: *Science*, Band 190:S. 1312–1313, 1975.
- Cade, W.H. und Cade, E.S.: Male mating success, calling and searching behaviour at high and low densities in the field cricket, *Gryllus integer*. In: *Animal Behaviour*, Band 43:S. 49–56, 1992.
- Candolin, U.: Changes in expression and honesty of sexual signalling over the reproductive lifetime of sticklebacks. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 267:S. 2425–2430, 2000.

- Carton, Y., Frey, F. und Nappi, A.: Inheritance of cellular immune resistance in *Drosophila melanogaster*. In: *Heredity*, Band 69:S. 393–399, 1992.
- Champagnon, J. und Cueva del Castillo, R.: Female mate choice, calling song and genetic variance in the cricket, *Gryllodes sigillatus*. In: *Ethology*, Band 114:S. 223–230, 2008.
- Cheverud, J. M., Dow, M.M. und Leutenegger, W.: The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. In: *Evolution*, Band 39:S. 1335–1341, 1985.
- Chown, S.L. und Klok, C.J.: Altitudinal body size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality. In: *Ecography*, Band 26:S. 445–455, 2003.
- Clutton-Brock, T. H., Harvey, P. und Rudder, B.: Sexual dimorphism, sociometric sex ratio and body weight in primates. In: *Nature*, Band 269:S. 797–800, 1977.
- Clutton-Brock, T.H.: *The evolution of parental care*. Princeton, NJ: Princeton U. Press., 1991.
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. und Albon, S. D.: *Red Deer: Behaviour and ecology of two sexes*. Chicago: University of Chicago Press., 1982.
- Cole, J.A.: Clinal variation explains taxonomic discrepancy in the calling songs of shield-back katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: Tettigoniinae: Aglaothorax). In: *Biological Journal of the Linnean Society*, Band 101:S. 910–921, 2010.
- Connors, V.A. und Nickol, B.B.: Effects of *Plagiorhynchus cylindraceus* (Acanthocephala) on the energy metabolism of adult starlings, *Sturnus vulgaris*. In: *Parasitology*, Band 103(3):S. 395–402, 1991.
- Couldridge, V.C.K. und van Staaden, M.J.: Female preference for male calling songs in the bladder grasshopper *Bullacris membracioides*. In: *Behaviour*, Band 143:S. 1439–1456, 2006.
- Coyne, J.A. und Orr, H.A.: *Speciation*. Sinauer Associates (Sunderland, Mass.), 2004.
- Crespi, B.J.: Causes of assortative mating in arthropods. In: *Animal Behaviour*, Band 38:S. 980–1000, 1989a.
- Crespi, B.J.: Sexual selection and assortative mating in subdivided populations of the thrips *Elaphrothrips tuberculatus* (Insecta: Thysanoptera). In: *Ethology*, Band 83:S. 265–278, 1989b.
- Creutzig, F., Benda, J., Wohlgemuth, S., Stumpner, A., Ronacher, B. und Herz, A.V.M.: Timescale-invariant pattern recognition by feedforward inhibition and parallel signal processing. In: *Neural Computation*, Band 22:S. 1493–1510, 2010.
- Creutzig, F., Wohlgemuth, S., Stumpner, A., Benda, J., Ronacher, B. und Herz, A.V.M.: Timescale-invariant representation of acoustic communication signals by a bursting neuron. In: *Journal of Neuroscience*, Band 29:S. 2575–2580, 2009.

- Cullen, J.M.: Reduction in ambiguity through ritualization. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, Band 251:S. 363–374, 1966.
- Côté, I.M. und Hunte, W.: Male and female mate choice in the redlip blenny: Why bigger is better. In: *Animal Behaviour*, Band 38:S. 78–88, 1989.
- Danner, B.J. und Joern, A.: Food-resource mediated impact of predation risk on performance in the grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera). In: *Oecologia*, Band 137:S. 352–359, 2003.
- Danner, B.J. und Joern, A.: Development, growth and egg production of *Ageneotettix deorum* (Orthoptera: Acrididae) in response to spider predation risk and elevated resource quality. In: *Ecological Entomology*, Band 29:S. 1–11, 2004.
- Danyk, T., Mackauer, M. und Johnson, D.L.: Reduced food consumption in the grasshopper *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae) parasitized by *Blaesoxipha atlanis* (Diptera: Sarcophagidae). In: *Canadian Entomologist*, Band 137:S. 356–366, 2005.
- Darwin, C.: *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London, 1859.
- Darwin, C.: *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London, 1871.
- Davidowitz, G.: Population and environmental effects on the size-fecundity relationship in a common grasshopper across an aridity gradient. In: *Journal of Orthoptera Research*, Band 17(2):S. 265–272, 2008.
- Dawkins, R.: *Beyond Nature, Sociobiology*: Boulder, Colorado: Westview Press., Kapitel Good strategy or evolutionary stable strategy?, S. 331–367. 1980.
- De Bano, S. J.: Morphometric condition as a measure of energetic content and reproductive potential in *Dactylotum variegatum*. In: *Journal of Orthoptera Research*, Band 17(2):S. 293–300, 2008.
- De Jong, G. und van der Have, T.M.: *Phenotypic plasticity of insects: Mechanisms and consequence*, Science Publishers Inc., Plymouth, UK, Kapitel Temperature dependence of development rate, growth rate and size: from biophysics to adaptation, S. 461–526. 2009.
- De Luca, P.A. und Cocroft, R.B.: The effects of age and relatedness of mating patterns in thornbug treehoppers: Inbreeding avoidance or inbreeding tolerance? In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 62:S. 1869–1875, 2008.
- De Luca, P.A. und Cocroft, R.B.: Age-related changes in an insect mating signal have no effect on female choice. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 63:S. 1787–1798, 2009.
- Detzel, P.: *Heuschrecken Baden-Württembergs*. Ulmer Verlag, Stuttgart, 2004.
- Dewsbury, D.A.: An exercise in the prediction of monogamy in the field from laboratory data on 42 species of muroid rodents. In: *Biologist*, Band 63:S. 138–162, 1981.

- Dieckmann, U. und Doebeli, M.: On the origin of species by sympatric speciation. In: *Nature*, Band 400:S. 354 – 357, 1999.
- Doebeli, M. und Dieckmann, U.: Adaptive dynamics as a mathematical tool for studying the ecology of speciation processes. In: *Journal of Evolutionary Biology*, Band 18:S. 1194 – 1200, 2005.
- Doherty, J.A.: Temperature coupling and "trade-off" phenomena on the acoustic communication system of the cricket *Gryllus bimaculatus* De Geer (Gryllidae). In: *Journal of Experimental Biology*, Band 144:S. 17–35, 1985.
- Edvardsson, M. und Arnqvist, G.: Copulatory courtship and cryptic female choice in red flour beetles *Tribolium castaneum*. In: *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, Band 267:S. 559–563, 2000.
- Einhäupl, A., Stange, N., Hennig, R.M. und Ronacher, B.: Attractiveness of grasshopper songs correlates with their robustness against noise. In: *Behavioral Ecology*, Band in press, 2011.
- Elias, D.O., Lee, N., Hebets, E.A. und Mason, A.C.: Seismic signal production in a wolf spider: parallel versus serial multi-component signals. In: *Journal of Experimental Biology*, Band 209:S. 1074–1084, 2006.
- Elsner, N.: *The Central Nervous Control Of Courtship behaviour In The Grasshopper Gomphocerippus rufus L. (Orthoptera: Acrididae)*, Tihany, Hung Acad Sci., Kapitel The central nervous control of courtship behaviour in the grasshopper *Gomphocerus rufus*, S. 261–287. 1973.
- Elsner, N.: Neuroethology of sound production in gomphocerine grasshoppers. I. song pattern and stridulatory movements. In: *Journal of Comparative Physiology*, Band 88:S. 67–102, 1974.
- Elsner, N. und v. Helversen, O.: Altersbedingte abwandlungen der stridulationsmuster bei Feldheuschrecken. In: *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, S. 280, 1976.
- Endler, J.A.: Signals, signal conditions, and the direction of evolution. In: *American Naturalist*, Band 139:S. 125–153, 1992.
- Enstrom, D.A.: Female choice for age-specific plumage in the orchard oriole: Implications for delayed plumage maturation. In: *Animal Behaviour*, Band 45:S. 435–442, 1993.
- Faber, A.: Die Lautäusserungen der Orthopteren. In: *Zeitschrift zur Morphologie Ökologie der Tiere*, Band 18:S. 745–803, 1929.
- Faber, A.: Laut- und Gebärdensprache bei Insekten: Orthoptera (Geradflügler). teil 1: Vergleichende Darstellung von Ausdrucksformen als Zeitgestalten und ihren Funktionen. In: *Mitfl. Mus. Naturkunde*, 1953.
- Fairbairn, D.J.: Sexual selection for homogamy in the Gerridae: an extension of Ridley's comparative approach. In: *Evolution*, Band 42:S. 1212–1222, 1988.

- Fairbairn, D.J.: Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. In: *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Band 28:S. 659–687, 1997.
- Farabaugh, S.M.: *Acoustic communication in birds, vol. 2*, Academic Press, New York, Kapitel The ecological and social significance of duetting, S. 85–124. 1982.
- Faugeres, A., Petit, D. und Thibout, E.: The components of sexual selection. In: *Evolution*, Band 25:S. 265–275, 1971.
- Fellowes, M.D.E., Kraaijeveld, A.R. und Godfray, H.C.J.: The relative fitness of *Drosophila melanogaster* (Diptera, drosophilidae) that have successfully defended themselves against the parasitoid *Asobara tabida* (Hymenoptera, Braconidae). In: *Journal of Evolutionary Biology*, Band 12:S. 123–128, 1999.
- Felton, A., Alford, R. A., Fenton, A. M. und Schwarzkopf, L.: Multiple mate choice criteria and the importance of age for male mating success in the microhylid frog, *Cophixalus ornatus*. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 59:S. 786–795, 2006.
- Ferdig, M.T., Beerntsen, B.T., Spray, F.J., Li, J. und Christensen, B.M.: Reproductive costs associated with resistance in a mosquito-filarial worm system. In: *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, Band 49:S. 756–762, 1993.
- Fielding, D.J.: Intraspecific competition and spatial heterogeneity alter life history traits in an individualbased model of grasshoppers. In: *Ecological Modelling*, Band 175:S. 169–187, 2004.
- Fielding, D.J. und Defoliart, L.S.: Discriminating tastes: self-selection of macronutrients in two populations of grasshoppers. In: *Physiological Entomology*, Band 33:S. 264–273, 2008.
- Fisher, R.A.: The evolution of a sexual preference. In: *Eugenics Review*, Band 7:S. 184–192, 1915.
- Fisher, R.A.: The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. In: *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, Band 52:S. 399–433, 1918.
- Folstad, I. und Karter, A.K.: Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. In: *American Naturalist*, Band 139:S. 603–622, 1992.
- Forrest, T.G.: *Orthopteran Mating Systems*, Westview Press, Boulder, CO, Kapitel Calling song and mate choice in mole crickets, S. 185–204. 1983.
- Forstmeier, W., Hasselquist, D., Bensch, S. und Leisler, B.: Does song reflect age and viability? a comparison between two populations of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 59:S. 634–643, 2005.
- Fowler-Finn, K.D. und Rodriguez, R.L.: Experience-mediated plasticity in mate preference functions: mating assurance in a variable environment. In: *Evolution*, In Revision.

- Franzke, A., Unsicker, S.B., Specht, J., Koehler, G. und Weisser, W.W.: Being a generalist herbivore in a diverse world: how do diets from different grasslands influence food plant selection and fitness of the grasshopper *Chorthippus parallelus*? In: *Ecological Entomology*, Band 35:S. 126–138, 2010.
- Futuyma, D.J.: *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 1998.
- Gerhardt, H.C.: Temperature coupling in the vocal communication system of the gray treefrog, *Hyla versicolor*. In: *Science*, Band 199:S. 992–994, 1978.
- Gerhardt, H.C.: Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. In: *Animal Behaviour*, Band 42:S. 615–635, 1991.
- Gerhardt, H.C. und Huber, F.: *Acoustic Communication in Insects and Anurans: Common Problems and Diverse Solutions*. University Chicago Press, Chicago, 2002.
- Ghiselin, M.T.: *The economy of nature and the evolution of sex*. University of California Press, Berkeley, 1974.
- Giordano, R., Jackson, J.J. und Robertson, H.M.: The role of Wolbachia bacteria in reproductive incompatibilities and hybrid zones of *Diabrotica* beetles and *Gryllus* crickets. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, Band 94:S. 11439–11444, 1997.
- Gottsberger, B.: *Interspecific hybridization between the grasshoppers Chorthippus biguttulus and C. brunneus (Acrididae: Gomphocerinae)*. Dissertation, Friedrich- Alexander- Universität Erlangen- Nürnberg, 2008.
- Gottsberger, B. und Mayer, F.: Behavioural sterility of hybrid males in acoustically communicating grasshoppers. In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 193:S. 703–714, 2007.
- Grant, B.R. und Grant, D.P.R.: Mate choice in Darwin's Finches. In: *Biological Journal of the Linnean Society*, Band 32:S. 247–270, 1987.
- Gray, D.A.: Female house crickets, *Acheta domesticus*, prefer the chirps of large males. In: *Animal Behaviour*, Band 54:S. 1553–1562, 1997.
- Greenfield, M.D.: *The Bionomics of Grasshoppers, Katydid and their Kin*, CAB International, Wallingford, UK, Kapitel Acoustic communication in Orthoptera, S. 197–230. 1997.
- Hamilton, W.D und Zuk, M.: Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? In: *Science*, Band 218:S. 384–387, 1982.
- Hansen, T.F. und Price, D.K.: Good genes and old age: Do old mates provide superior genes? In: *Journal of Evolutionary Biology*, Band 8:S. 759–778, 1995.
- Hanski, I.: *Dispersal*, New York: Oxford University Press, Kapitel Population dynamic consequences of dispersal in local populations and in metapopulations, S. 283–298. 2001.

- Hartmann, R. und Loher, W.: Control mechanisms of the behavior Secondary defense in the grasshopper *Gomphocerus rufus* L. (Gomphocerinae: Orthoptera). In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 178:S. 329–336, 1996.
- Harz, K.: Orthopterologische Beiträe 14. In: *Berichte der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft Bayreuth*, Band 15:S. 49–54, 1975.
- Haskell, P.T.: Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera. I. Analysis of the stridulation of, and behaviour between, males. In: *British Journal of Insect Behavior*, Band 5:S. 139–148, 1958.
- Heath, B.D., Butcher, R.D.J., Whitfield, W.G.F. und Hubbard, S.F.: Horizontal transfer of Wolbachia between phylogenetically distant insect species by a naturally occurring mechanism. In: *Current Biology*, Band 9:S. 313–316, 1999.
- Heath, M.S.: Temperature requirements of the cicada *okanaga striatipes beameri*: a study from Flagstaff, Arizona. In: *Physiological Zoology*, Band 45:S. 238–246, 1972.
- Hedrick, A.V. und Temeles, E.J.: The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. In: *Trends in Ecology and Evolution*, Band 4:S. 136–138, 1989.
- Hedwig, B.: Pulses, patterns and paths: neurobiology of acoustic behaviour in crickets. In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 192(7):S. 677–89, 2006.
- Helfert, B.: Die regulative Wirkung von Photoperiode und Temperatur auf den Lebenszyklus ökologisch unterschiedlicher Tettigoniiden-Arten. – 2.: Embryogenese und Dormanz der Filialgeneration. In: *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik und Ökologie*, Band 107:S. 449–500, 1980.
- Helfert, B. und Sanger, K.: Haltung und Zucht europischer Heuschrecken (Orthoptera, Saltatoria) im Labor. In: *Zeitschrift fr angewandte Zoologie*, Band 62:S. 267–279, 1975.
- Hennig, R.M., Franz, A. und Stumpner, A.: Processing of auditory information in insects. In: *Microscopy Research and Technique*, Band 63:S. 351–374, 2004.
- Hennig, R.M. und Otto, D.: Distributed control of song pattern generation in crickets revealed by lesions to the thoracic ganglia. In: *Zoology*, Band 99:S. 268 – 276, 1996.
- Hennig, R.M. und Weber, T.: Filtering of temporal parameters of the calling song by cricket females of two closely related species: a behavioral analysis. In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 180:S. 621 – 630, 1997.
- Hertig, M. und Wolbach, S.B.: Studies on Rickettsia-like microorganisms in insects. In: *Journal of Medical Research*, Band 44:S. 329–374, 1924.
- Hilgenboecker, K., Hammerstein, P., Schlattmann, P., Telschow, A. und Werren, J.H.: How many species are infected with Wolbachia? a statistical analysis of current data. In: *Microbiology Letters*, Band 281(2):S. 215–220, 2008.
- Hoback, W.W. und Wagner, W.E.Jr.: The energetic cost of calling in the variable field cricket, *gryllus lineaticeps*. In: *Physiological Entomology*, Band 22:S. 286–290, 1997.

- Hofmann, J.A.: *Aggression bei Grillen: Funktion und Mechanismen- Verhalten und Pharmakologie*. Dissertation, Universität Leipzig, 1967.
- Hoikkala, A.: Genetic variation in the male courtship sound of *Drosophila littoralis*. In: *Behavioral Genetics*, Band 15:S. 135–142, 1985.
- Hoikkala, A., Saarikettu, M., Kotiaho, J.S. und Liimatainen, J.O.: Age-related decrease in male reproductive success and song quality in *Drosophila montana*. In: *Behavioral Ecology*, Band 19:S. 94–99, 2008.
- Honek, A.: Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. In: *Oikos*, Band 66:S. 483–492, 1993.
- Howard, R.D.: The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. In: *Ecology*, Band 59:S. 789–798, 1978.
- Hunt, J., Brooks, D.R., Jennions, M.D., Smith, M.J., Bentsen, C.L. und Bussière, L.F.: High-quality male field crickets invest heavily in sexual display but die young. In: *Nature*, Band 432:S. 1024–1027, 2004.
- Hurst, G.D.D. und Jiggins, F.M.: Male-killing bacteria in insects: mechanisms, incidence, and implications. In: *Emerging Infectious Diseases*, Band 6:S. 329–336, 2000.
- Hurst, G.D.D., Jiggins, F.M., von der Schulenburg, J.H.G., Bertrand, D., West, S.A., Goriacheva, I.I., Zakharov, I.A., Werren, J.H., Stouthamer, R. und Majerus, M.E.N.: Male killing Wolbachia in two species of insect. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 266:S. 735–740, 1999.
- Höglund, J. und Lundberg, A.: Sexual selection in a monomorphic lek-breeding bird: correlates of male mating success in the great snipe *Gallinago media*. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 21:S. 211–216, 1987.
- Ingrisch, S.: Zur Feuchte-Präferenz von Feldheuschrecken und ihren Larven (Insecta: Acrididae). In: *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, Band 8:S. 403–410, 1980.
- Ingrisch, S.: Zum Einfluß der Feuchte auf den Wasserhaushalt der Eier und die Größe des 1. Larvenstadiums bei mitteleuropäischen Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). In: *Zoologischer Anzeiger*, Band 210:S. 357–368, 1983.
- Ingrisch, S. und Köhler, G.: *Die Heuschrecken Mitteleuropas*. Die Neue Brehm-Bücherei 629, Westarp Wissenschaften, Magdeburg, 1998.
- Jacobs, W.: Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. In: *Zeitschrift für Tierpsychologie*, Band 1:S. 1–228, 1953.
- Jacobs, W.: Über das Singen der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus* (L.) in verschiedenen Bereichen Mittel- und Westeuropas. In: *Zeitschrift für Tierpsychologie*, Band 20(4):S. 446–460, 1963.
- Jacot, A., Scheuber, H. und Brinkhof, M.: The effect of age on a sexually selected acoustic display. In: *Ethology*, Band 113:S. 615–620, 2007.

- Janetos, A.C.: Strategies of female mate choice: a theoretical analysis. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 7:S. 107–112, 1980.
- Johnstone, R.A.: Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. In: *Biological Reviews*, Band 70:S. 1–65, 1995.
- Jones, T.M., Balmford, A. und Quinnell, R.J.: Adaptive female choice for middle-aged mates in a lekking sandfly. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 267:S. 681–686, 2000.
- Josephson, R.K.: Extensive and intensive factors determining the performance of striated muscle. In: *Experimental Biology*, Band 94:S. 135–153, 1975.
- Judge, K.A., Ting, J.J. und Gwynne, D.T.: Condition dependence of male life span and calling effort in a field cricket. In: *Evolution*, Band 62:S. 868–878, 2008.
- Kaltenpoth, M. und Strohm, E.: The scent of senescence: agedependent changes in the composition of the cephalic gland secretion of the male European beewolf, *Philanthus triangulum*. In: *Journal of Insect Science*, Band 6(20):S. 1–9, 2006.
- Kemp, D.J.: Female mating biases for bright ultraviolet iridescence in the butterfly *Eurema hecabe* (Pieridae). In: *Behavioral Ecology*, Band 19:S. 1–8, 2008.
- Keymer, A.E. und Read, A.F.: *Behavioural ecology: the impact of parasitism. Parasite-Host Associations: Coexistence or Conflict?* Oxford University Press, Oxford, 1991.
- Kiel, E.-F.: Auswirkung von Mahd und Beweidung auf Heuschreckenpopulationen im Feuchtgrünland. In: *Unveröff. Gutachten i.A. der LÖBF*, Band -:S. 72, 2000.
- Kiel, E.-F.: Auswirkungen der Mahd auf Feldheuschrecken im Wirtschaftsgrünland – Aktuelle Untersuchungen zur Lebenszyklusstrategie & Populationsökologie. In: *BfN-Skripte*, Band 54:S. 25–29, 2001.
- Kiel, E.-F.: *Die Embryonalentwicklung von Chorthippus montanus*(Charpenter, 1825) und *Chorthippus albomarginatus* (De Geer, 1773) (Caelifera: Acrididae) – Entwicklungstypen, temperaturabhängige Entwicklung, Schlupfrhythmik und Lebenszyklusstrategien. Dissertation, Universität Bielefeld, 2003.
- Klein, S.L. und Nelson, R.J.: Sex differences in immunocompetence differ between two *Peromyscus* species. In: *American Journal of Physiology*, Band 273:S. R655–R660, 1997.
- Koella, J.C. und Boëte, C.: A genetic correlation between age at pupation and melanisation immune response of the yellow fever mosquito *Aedes aegypti*. In: *Evolution*, Band 56:S. 1074–1079, 2002.
- Kokko, H.: Good genes, old age and life-history trade-offs. In: *Evolutionary Ecology*, Band 12:S. 739–750, 1998.
- Kokko, H.: Fisherian and ‘good genes’ benefits of mate choice: how (not) to distinguish between them. In: *Ecological Letters*, Band 4:S. 322–326, 2001.

- Kraaijeveld, A.R. und Godfray, H.C.J.: Trade-off between parasitoid resistance and larval competition ability in *Drosophila melanogaster*. In: *Nature*, Band 389:S. 278–280, 1997.
- Krahe, R., Budinger, E. und Ronacher, B.: Coding of a sexually dimorphic song feature by auditory interneurons of grasshoppers: The role of leading inhibition. In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 187:S. 977–985, 2002.
- Kramer, D.A., Stinner, R.E. und Hain, F.P.: Time versus rate in parameter estimation of nonlinear temperature-dependent development models. In: *Environmental Entomology*, Band 20:S. 484–488, 1991.
- Krebs, J.R. und Davies, N.B.: *Behavioural Ecology: An evolutionary approach*, London: Blackwell, Kapitel Animal signals: mind reading and manipulation. 1984.
- Kriegbaum, H.: *Untersuchungen zur Lebensgeschichte von Feldheuschrecken (Orthoptera: Gomphocerinae): Fortpflanzungsverhalten und Fortpflanzungserfolg im natürlichen Habitat*. Dissertation, Universität Erlangen-Nürnberg, 1988.
- Kriegbaum, H.: Heuschreckenpopulationen als mögliche Indikatoren bei der Prüfung anthropogener Umwelteinflüsse. In: *Articulata*, Band 4:S. 11–20, 1989.
- Kriegbaum, H.: Grasshopper reproductive strategies measured in the field: A tradeoff between age at maturity and egg production per day. In: *Naturwissenschaften*, Band 84 (4):S. 157–159, 1997.
- Kriegbaum, H. und v. Helversen, O.: Influence of male song on female mating behavior in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae). In: *Ethology*, Band 91:S. 248–254, 1992.
- Kroodsma, D.E.: *Acoustic communication in birds, vol. 2*, Academic Press, New York, NY, Kapitel Learning and the ontogeny of sound signals in birds, S. 1–23. 1982.
- Kurtz, J. und Sauer, K.P.: The immunocompetence handicap hypothesis: testing the genetic predictions. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 266:S. 2515–2522, 1999.
- Kurtz, J., Wiesner, A., Gotz, P. und Sauer, K.P.: Gender differences and individual variation in the immune system of the scorpionfly *Panorpa vulgaris* (Insecta: Mecoptera). In: *Developmental and Comparative Immunology*, Band 24:S. 1–12, 2000.
- Kutsch, W. und Otto, D.: Evidence for spontaneous song production independent of head ganglia in *Gryllus campestris* L. In: *Journal of Comparative Physiology*, Band 81:S. 11–119, 1972.
- Lackie, A.M.: Immune mechanisms in insects. In: *Parasitology Today*, Band 4:S. 98–105, 1988.
- Lactin, D.J., Holliday, N.J., Johnson, D.L. und Craigen, R.: Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. In: *Environmental Entomology*, Band 24:S. 68–75, 1995.

- Lehmann, G.U.C. und Lehmann, A.W.: Variation in body size among populations of the bushcricket *Poecilimon thessalicus* (Orthoptera: Phaneropteridae): an ecological adaptation? In: *Journal of Orthoptera Research*, Band 17(1):S. 165–169, 2008.
- Lehmann, G.U.C. und Lehmann, A.W.: Condition-dependent spermatophore size is correlated with male's age in a bushcricket (Orthoptera: Phaneropteridae). In: *Biological Journal of the Linnean Society*, Band 96:S. 354–360, 2009.
- Liou, R. und Price, D.: Speciation by reinforcement of premating isolation. In: *Evolution*, Band 48:S. 1451–1459, 1994.
- Logan, J.A., Wollking, D.G., Hoyt, S.C. und Tanigoshi, L.K.: An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. In: *Environmental Entomology*, Band 51:S. 1133–1140, 1976.
- Loher, W.: Untersuchungen über den Aufbau und die Entstehung der Gesänge einiger Feldheuschreckenarten und den Einfluß von Lautzeichen auf das akustische Verhalten. In: *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, Band 39:S. 313–356, 1957.
- Loher, W.: Die Kontrolle des Weibchengesanges von *Gomphocerus rufus* L. (Acridinae) durch die Corpora allata. In: *Naturwis*, Band 49:S. 406–409, 1962.
- Loher, W. und Huber, F.: Experimentelle Untersuchungen am Sexualverhalten des Weibchens der Heuschrecke *Gomphocerus rufus* L. (Acrididae). In: *Insect Physiology*, Band 10:S. 13–36, 1964.
- Lombard, E.: Le signe de l'élévation de la voix. In: *Annales des maladies de l'oreille et du larynx*, Band 37:S. 101–119, 1911.
- Long, D.B. und Zaher, M.A.: Effects of larval population density on the adult morphology of two species of Lepidoptera, *Plusia gamma* L. and *Pieris brassicae* L. In: *Entomologia Experimentalis et Applicata*, Band 1:S. 161–173, 1958.
- Lopez, P., Aragon, P. und Martin, J.: Responses of female lizards, *lacerta monticola*, to males' chemical cues reflect their mating preference for older males. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 55:S. 73–79, 2003.
- Love, E.K. und Bee, M.A.: An experimental test of noise-dependent voice amplitude regulation in Cope's grey treefrog (*Hyla chrysoscelis*). In: *Animal Behaviour*, Band 80(3):S. 2010, 2010.
- Machens, C.K., Martin, B., Stemmler, M.B., Prinz, P., Krahe, R., Ronacher, B. und Herz, A.V.M.: Representation of acoustic communication signals by insect auditory receptor neurons. In: *Journal of Neuroscience*, Band 21:S. 3215–3227, 2001.
- Maklakov, A.A., Bilde, T. und Lubin, Y.: Vibratory courtship in a webbuilding spider: signalling quality or stimulating the female? In: *Animal Behaviour*, Band 66:S. 623–630, 2003.
- Maklakov, A.A., Bilde, T. und Lubin, Y.: Inter-sexual combat and resource allocation into body parts in the spider, *Stegodyphus lineatus*. In: *Entomology*, Band 31:S. 564–567, 2006.

- Maroja, L.S., Clark, M.E. und Harrison, R.G.: Wolbachia plays no role in the one-way reproductive incompatibility between the hybridizing field crickets *Gryllus firmus* and *G. pennsylvanicus*. In: *Heredity*, Band 101:S. 435–444, 2008.
- Martinelli, C. und Reichhart, J.M.: Evolution and integration of innate immune systems from fruit flies to man: lessons and questions. In: *Journal of Endotoxin Research*, Band 11(4):S. 243–248, 2005.
- Masaki, S.: Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (Orthoptera: Gryllidae). In: *Evolution*, Band 21:S. 725–741, 1967.
- Maynard Smith, J., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D. und Wolpert, L.: Developmental constraints and evolution. In: *The Quarterly Review of Biology*, Band 60:S. 265–287, 1985.
- McComb, K.E.: Female choice for high roaring rates in red deer, *Cervus elaphus*. In: *Animal Behaviour*, Band 41:S. 79–88, 1991.
- McFarlane, J.E.: Influence of dietary copper and zinc on growth and reproduction of the house cricket (Orthoptera: Gryllidae). In: *Canadian Entomologist*, Band 108:S. 387–390, 1976.
- Mhatre, N. und Balakrishnan, R.: Predicting acoustic orientation in complex real-world environments. In: *Journal of Experimental Biology*, Band 211:S. 2779–2785, 2008.
- Michelsen, A. und Larsen, O.N.: *Neuroethology and behavioral physiology*, Springer, Berlin Heidelberg New York Tokyo, Kapitel Strategies for acoustic communication in complex environments, S. 321–332. 1983.
- Miller, L.K. und Brooks, R.: The effects of genotype, age, and social environment on male ornamentation, mating behavior, and attractiveness. In: *Evolution*, Band 59:S. 2414–2425, 2005.
- Miura, K. und Ohsaki, N.: Diet mixing and its effect on polyphagous grasshopper nymphs. In: *Ecological Research*, Band 19:S. 269–274, 2004.
- Moore, A.J.: The evolution of sexual dimorphism by sexual selection: the separate effects of intrasexual and intersexual selection. In: *Evolution*, Band 44:S. 315–331, 1990.
- Moran, N. und Baumann, P.: Phylogenetics of cytoplasmically inherited microorganisms of arthropods. In: *Trends in Ecology and Evolution*, Band 9:S. 15–20, 1994.
- Moriarty, F.: Egg diapause and water absorption in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. In: *Journal of Insect Physiology*, Band 15:S. 2069–2074, 1969a.
- Moriarty, F.: Water uptake and embryonic development in eggs of *Chorthippus brunneus* Thunberg (Saltatoria: Acrididae). In: *Journal of Experimental Biology*, Band 50:S. 327–333, 1969b.
- Morris, G.K.: Size and carrier in the bog katydid, *Merioptera sphagnorum* (Orthoptera: Ensifera, tetti). In: *Journal of Orthoptera Research*, Band 17:S. 333–342, 2008.

- Mousseau, T.A.: Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. In: *Evolution*, Band 51:S. 630–632, 1997.
- Mousseau, T.A. und Roff, D.A.: Adaptation to seasonality in a cricket: patterns of phenotypic and genotypic variation in body size and diapause expression along a cline in season length. In: *Evolution*, Band 43:S. 1483–1496, 1989.
- Mueller, H.C.: The evolution of reversed sexual dimorphism in size in monogamous species of birds. In: *Biological Reviews*, Band 65:S. 553–585, 1990.
- Munoz, N., Blumstein, D.T. und Foufopoulos, J.: Immune system activation affects song and territorial defense. In: *Behavioral Ecology*, Band 21:S. 788–793, 2010.
- Neuhofer, D., Wohlgemuth, S., Stumpner, A. und Ronacher, B.: Evolutionarily conserved coding properties of auditory neurons across grasshopper species. In: *Proceedings of the Royal Society B*, Band 275:S. 1965–1974, 2008.
- Norris, K., Anwar, M. und Read, A.F.: Reproductive effort influences the prevalence of haematozoan parasites in great tits. In: *Journal of Animal Ecology*, Band 63:S. 601–610, 1994.
- O'Loughlen, A.L. und Rothstein, S.I.: Female preference for the songs of older males and the maintenance of dialects in brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 53:S. 102–109, 2003.
- O'Neill, S.L., Giordano, R., Colbert, A.M.E., Karr, T.L. und Robertson, H.M.: 16s rRNA phylogenetic analysis of the bacterial endosymbionts associated with cytoplasmic incompatibility in insects. In: *PNAS*, Band 89:S. 2699–2701, 1992.
- Osada, K., Yamazaki, K., Curran, M., Bard, J., Smith, B.P.C. und Beauchamp, G.K.: The scent of age. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 270:S. 929–933, 2003.
- Panaram, K.: F supergroup Wolbachia in bush crickets: what do patterns of sequence variation reveal about this supergroup and horizontal transfer between nematodes and arthropods? In: *Genetica*, Band 130:S. 53–60, 2007.
- Parker, G.A. und Partridge, L.: Sexual conflict and speciation. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, Band 353:S. 261–274, 1998.
- Penzlin, H.: *Lehrbuch der Tierphysiologie*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 1991.
- Perdeck, A.C.: The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* Thunberg and *Ch. biguttulus* L.). In: *Behaviour*, Band 12:S. 1–75, 1957.
- Peters, R.H.: *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge, 1983.
- Petrunkévitch, A. und v. Gaita, G.: Über den geschlechtlichen Dimorphismus bei den Tonapparaten der Orthopteren. In: *Zoologische Jahrbücher*, Band 14:S. 291–307, 1901.

- Pires, A. und Hoy, R.R.: Temperature coupling in cricket acoustic communication. I. Field and laboratory studies of temperature effects on calling song production and recognition in *Gryllus firmus*. In: *Journal of Comparative Physiology A*, Band 171:S. 69–78, 1992.
- Poesel, A., Kunc, H.P., Foerster, K., Johnsen, A. und Kempenaers, B.: Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. In: *Animal Behaviour*, Band 72:S. 531–538, 2006.
- Pomfret, J. und Knell, R.: Sexual selection and horn allometry in the dung beetle *Euoniticellus intermedius*. In: *Animal Behaviour*, Band 71:S. 567–576, 2006.
- Ponce-Wainer, X.J. und Cueva del Castillo, R.: Female mate choice and no detected predation risk in relation to the calling song of *Oecanthus niveus* (Gryllidae: Oecanthinae). In: *Annals of the Entomological Society of America*, Band 101:S. 260–265, 2008.
- Popov, A.V., Shuvalov, V.F., Knyazev, A.N. und Klar-Spasovskaya, N.A.: Communication calling songs of crickets (Orthoptera, Gryllidae) from south western Tadjikistan. In: *Review of Entomology USSR*, Band 53:S. 258–279, 1974.
- Prestwich, K. und O'Sullivan, K.: Simultaneous measurement of metabolic and acoustic power and the efficiency of sound production in two mole cricket species (Orthoptera: Gryllotalpidae). In: *Journal of Experimental Biology*, Band 208:S. 1495–1512, 2005.
- Prestwich, K.N.: The energetics of acoustic signalling in anurans and insects. In: *American Zoologist*, Band 34:S. 625–643, 1994.
- Price, T.D.: The evolution of sexual dimorphism in Darwin's finches. In: *American Naturalist*, Band 123:S. 500–518, 1984.
- Proulx, S.R., Day, T. und Rowe, L.: Older males signal more reliably. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 269:S. 2291–2299, 2002.
- Ralls, K.: Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. In: *American Naturalist*, Band 111:S. 917–938, 1977.
- Rantala, M.J. und Kortet, R.: Courtship song and immune function in the field cricket *Gryllus bimaculatus*. In: *Biological Journal of the Linnean Society*, Band 79(3):S. 503–510, 2003.
- Rantala, M.J., Koskimäki, J., Taskinen, J., Tynkkynen, K. und Suhonen, J.: Immuno-competence, developmental stability and wing spot size in the damselfly *Calopteryx splendens* L. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 267:S. 2453–2457, 2000.
- Rasmussen, H.B., Okello, J.B.A., Wittemyer, G., Siegismund, H.R., Arctander, P., Vollrath, F. und Douglas-Hamilton, I.: Age- and tactic-related paternity success in male African elephants. In: *Behavioral Ecology*, Band 19:S. 9–15, 2008.
- Ratcliffe, D.: *The Peregrine Falcon*. Academic Press, San Diego, CA U.S.A, 1993.

- Real, L. : Search theory and mate choice. I. Models of single-sex discrimination. In: *American Zoologist*, Band 136:S. 376–404, 1990.
- Regen, J.: Über die Anlockung des Weibchens von *Gryllus campestris* L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. In: *Pflügers Archiv Für Die Gesamte Physiologie Des Menschen Und Der Tiere*, Band 155:S. 193–200, 1914.
- Reinhold, K.: Variation of acoustic courtship signals in insects and amphibians: no evidence for bimodality, but identical dependence on duration. In: *Ethology*, Band 115:S. 134–140, 2009.
- Renner, M.: Analyse der Kopulationsbereitschaft des Weibchens der Feldheuschrecke *Euthystira brachyptera* Ocsk. in ihrer Abhängigkeit vom Zustand des Geschlechtsapparates. In: *Zeitschrift für Tierpsychologie*, Band 9:S. 122–154, 1952.
- Rensch, B.: Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergrösse. In: *Bonner Zoologische Beiträge*, Band 1:S. 58–69, 1950.
- Reznick, D.: Cost of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. In: *Oikos*, Band 44:S. 257–267, 1985.
- Rheinlaender, J. und Römer, H.: Insect hearing in the field. I. The use of identified nerve cells as "biological microphones". In: *Journal of Comparative Physiology*, Band 158:S. 647–651, 1986.
- Richards, D.G. und Wiley, R.H.: Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. In: *American Naturalist*, Band 115:S. 381–399, 1980.
- Ridley, M.: *The explanation of organic diversity. The comparative method and adaptations for mating*. Clarendon Press, Oxford, 1983.
- Rieke, F., Warland, D., de Ruyter, V., Steveninck, R.R. und Bialek, W.: *Spikes: exploring the neural code*. MIT, Cambridge, MA, 1997.
- Ritchie, M.: The inheritance of female preference functions in a mate recognition system. In: *Proceedings of the Royal Society B*, Band 267:S. 327–332, 2000.
- Ritchie, M. G., Couzin, I. D. und Snedden, W. A.: What's in a song? Female bush crickets discriminate against the song of older males. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 262:S. 21–27, 1995.
- Rizki, R.M. und Rizki, T.M.: Parasitoid virus-like particles destroy *Drosophila* cellular immunity. In: *PNAS*, Band 87:S. 8388–8392, 1990.
- Roe, R., Clifford, M.C.W. und Woodring, J.P.: The effect of temperature on energy distribution during the last-larval stadium of the female house cricket, *Acheta domestica*. In: *Journal of Insect Physiology*, Band 31:S. 371–378, 1985.
- Roff, D.A.: *Life History Evolution*. Sinauer, Sunderland, 2002.

- Rohwer, S.: Age, coloration and dominance in nonbreeding hummingbirds: a test of the asymmetry hypothesis. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 7:S. 273–279, 1980.
- Ronacher, B.: Stridulation of acridid grasshoppers after hemisection of thoracic ganglia: evidence for hemiganglionic oscillators. In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 164(6):S. 723–736, 1989.
- Ronacher, B. und Hoffmann, C.: Influence of amplitude modulated noise on the recognition of communication signals in the grasshopper *Chorthippus biguttulus*. In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 189:S. 419–425, 1983.
- Ronacher, B. und Krahe, R.: Song recognition in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* is not impaired by shortening song signals: implications for neuronal encoding. In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 183:S. 729–735, 1998.
- Ronacher, B. und Krahe, R.: Temporal integration vs. parallel processing: coping with the variability of neuronal messages in directional hearing of insects. In: *European Journal of Neuroscience*, Band 12:S. 2147–2156, 2000.
- Ronacher, B. und Stumpner, A.: Filtering of behavioural relevant temporal parameters of a grasshopper's song by an auditory interneurone. In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 163:S. 517–523, 1988.
- Ronacher, B., Wohlgemuth, S., Vogel, A. und Krahe, R.: Discrimination of acoustic communication signals by grasshoppers (*Chorthippus biguttulus*): temporal resolution, temporal integration, and the impact of intrinsic noise. In: *Journal of Comparative Psychology*, Band 122:S. 252–263, 2008.
- Rothenbuhler, W.C. und Thompson, V.C.: Resistance to american foulbrood in honey bees: I. Differential survival of larvae of different genetic lines. In: *Journal of Economic Entomology*, Band 49:S. 470–475, 1956.
- Rousset, F., Bouchon, D., Pintureau, B., Juchault, P. und Solignac, M.: Wolbachia endosymbionts responsible for various alterations of sexuality in arthropods. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 250:S. 91–98, 1992.
- Rutowski, R.L., Gilchrist, G.W. und Terkanian, B.: Female butterflies mated with recently mated males show reduced reproductive output. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 20:S. 319–322, 1987.
- Ryan, M.J.: Energy, calling, and selection. In: *American Zoologist*, Band 28:S. 885–898, 1988.
- Ryan, M.J.: Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. In: *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, Band 7:S. 156–195, 1991.
- Ryan, M.J., Fox, J., Wilczynski, W. und Rand, A.S.: Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation in the frog *Physalaemus pusulosus*. In: *Nature*, Band 343:S. 66–67, 1990.

- Ryder, J.J. und Siva-Jothy, M.T.: Male calling song provides a reliable signal of immune function in a cricket. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 267:S. 1171–1175, 2000.
- Römer, H., Bailey, W.J. und Dadour, I.: Insect hearing in the field. III. Masking by noise. In: *Journal of Comparative Physiology*, Band 164:S. 609–620, 1989.
- Römer, H., Lang, A. und Hartbauer, M.: No correlations of body size and high-frequency hearing sensitivity in neotropical phaneropterine katyids. In: *Journal of Evolutionary Biology*, Band 17:S. 663–671, 2008.
- Römer, H. und Lewald, J.: High-frequency sound transmission in natural habitats: implications for the evolution of insect acoustic communication. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 29:S. 437–444, 1992.
- Rösel von Rosenhof, A.J.: *Insecten-Belustigung, Teil 2*. Verlag J. J. Fleischmann, Nürnberg, 1749.
- Salt, R.: Some aspects of moisture absorption and loss in eggs of *Melanoplus bivittatus* Say. In: *Canadian Journal for Zoology*, Band 30:S. 55–82, 1953.
- Salt, R.W.: A key to the embryological development of *Melanoplus bivittatus* (Say), *M. mexicanus mexicanus* (Sauss.) and *M. packardii* (Scudder). In: *Canadian Journal for Research (D)*, Band 27:S. 233–235, 1949.
- Salthe, S.N. und Mecham, J.S.: *Physiology of the Amphibia. Vol. 2*, Academic Press, New York., Kapitel Reproductive and courtship patterns, S. 309–521. 1974.
- Sanborn, A.F.: *Insect Sounds and Communication*, Taylor and Francis, Kapitel Acoustic Signals and Temperature, S. 111–125. 2006.
- Sandland, G.J. und Minchella, D.J.: Life-history plasticity in hosts (*Lymnaea elodes*) exposed to differing resources and parasitism. In: *Canadian Journal of Zoology*, Band 82:S. 1672–1677, 2004.
- Sang, J.H. und Burnet, B.: Physiological genetics of melanotic tumors in *Drosophila melanogaster*. i. The effects of nutrient balance on tumor penetrance in the tuk strain. In: *Genetics*, Band 48:S. 235–253, 1963.
- Schilthuizen, M. und Stouthamer, R.: Distribution of Wolbachia among the guild associated with the parthenogenetic gall wasp *Diplolepis rosae*. In: *Heredity*, Band 81:S. 270–274, 1998.
- Schmid-Hempel, P.: Variation in immune defence as a question of evolutionary ecology. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 270:S. 357–366, 2003.
- Schul, J.: Song recognition by temporal cues in a group of closely related bushcricket species (genus *Tettigonia*). In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 183:S. 401–410, 1998.

- Schwabl, H.: Winter and breeding territorial behaviour and levels of reproductive hormones of migratory European Robins. In: *Ornis Scandinavica*, Band 23:S. 271– 276, 1992.
- Schädler, M. und Witsack, W.: Variation of postembryonic development time and number of nymphal instars in central european grasshoppers on a small spatial scale (Caelifera: Acrididae). In: *Entomologia Generalis*, Band 24(2):S. 125–135, 1999.
- Seger, J.: Unifying genetic models for the evolution of female choice. In: *Evolution*, Band 39:S. 1185–1193, 1985.
- Servedio, M.R. und Noor, M.A.F.: The role of reinforcement in speciation: Theory and Data. In: *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Band 34:S. 339–364, 2003.
- Shaw, K., Parsons, Y. und Lesnick, S.C.: Qtl analysis of a rapidly evolving speciation phenotype in the Hawaiian cricket *Laupala*. In: *Molecular Ecology*, Band 16:S. 2879–2892, 2007.
- Sheldon, B.C. und Verhulst, S.: Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. In: *Trends in Evolution and Ecology*, Band 11:S. 317–321, 1996.
- Shine, R.: The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage model". In: *American Naturalist*, Band 131:S. 124–131, 1988.
- Shine, R.: Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. In: *The Quarterly Review of Biology*, Band 64:S. 419–461, 1989.
- Simmons, L. W. und Ritchie, M. G.: Symmetry in the song of crickets. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 263:S. 301— 311, 1996.
- Simmons, L. W. und Zuk, M. .: Variability in call structure and pairing success of male field crickets, *Gryllus bimaculatus*: the effects of age, size and parasite load. In: *Animal Behaviour*, Band 44:S. 1145–1152, 1992.
- Simmons, L.W.: Heritability of of male character chosen by females of the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 21:S. 197–202, 1987.
- Simmons, L.W.: The calling song of the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer): constraints on transmission and its role in intermale competition and female choice. In: *Animal Behaviour*, Band 36:S. 380 – 394, 1988a.
- Simmons, L.W.: Male size, mating potential and lifetime reproductive success in the fieldcricket *Gryllus bimaculatus* (De Geer). In: *Animal Behaviour*, Band 36:S. 372–379, 1988b.
- Simmons, L.W.: Correlates of male quality in the field cricket, *Gryllus campestris* L.: age, size and symmetry determine pairing success in field populations. In: *Behavioral Ecology*, Band 6:S. 376–381, 1995.

- Simpson, S.J. und Sword, G. A.: *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanism and Consequences*, Science Publishers. Enfield, NH, USA, Kapitel Phase polyphenism in locusts: mechanisms, population consequences, adaptive significance and evolution, S. 147–189. 2009.
- Singer, M.C. und Thomas, C.D.: Evolutionary responses of a butterfly metapopulation to human- and climate-caused environmental variation. In: *The American Naturalist*, Band 148:S. S9–S39, 1996.
- Skovmand, D. und Pedersen, S.B.: Song recognition and song pattern in a shorthorned grasshopper: a parameter carrying specific behavioral information. In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 153:S. 393–401, 1983.
- Slatkin, M.: Ecological Causes of Sexual Dimorphism. In: *Evolution*, Band 38(3):S. 622–630, 1984.
- Slifer, E.H.: Diapause in the eggs of *Melanoplus differentialis* (Orthoptera, Acrididae). In: *Journal of Experimental Zoology*, Band 138:S. 259–282, 1958.
- Stahel, W.: *Statistische Datenanalyse: Eine Einführung für Naturwissenschaftler*. Vieweg, Wiesbaden, 2008.
- Stearns, S.C.: *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press, 1992.
- Stinner, R.E., Gutierrez, A.P. und Butler, G.D.: An algorithm for temperature-dependent growth rate simulation. In: *The Canadian Entomologist*, Band 106:S. 519–524, 1974.
- Stout, J., Atkins, G. und Zacharias, D.: Regulation of cricket phonotaxis through hormonal control of the threshold of an identified auditory neuron. In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 169:S. 765–772, 1991.
- Stouthamer, R., Breeuwer, J.A.J., Luck, R.F. und Werren, J.H.: Molecular identification of microorganisms associated with parthenogenesis. In: *Nature*, Band 361:S. 66–68, 1993.
- Streett, D.A. und McGuire, M.R.: *Biology of Grasshopper*, John Wiley & Sons, New York, Kapitel Pathogenic diseases of grasshoppers, S. 484–511. 1990.
- Strengbom, J., Reich, P.B. und Ritchie, M.E.: High plant species diversity indirectly mitigates CO₂- and N-induced effects on grasshopper growth. In: *Acta Oecologica*, Band 34:S. 194–201, 2008.
- Stumpner, A. und Ronacher, B.: Auditory interneurons in the metathoracic ganglion of the grasshopper *Chorthippus biguttulus*. i. Morphological and physiological characterization. In: *Journal of Experimental Biology*, Band 158:S. 391–410, 1991.
- Stumpner, A. und v. Helversen, D.: Evolution and function of auditory systems in insects. In: *Naturwissenschaften*, Band 88:S. 159–170, 2001.
- Sutter, G.R., Rothenbuhler, W.C. und Raun, E.S.: Resistance to American foulbrood in honey bees. VII. Growth of resistant and susceptible larvae. In: *Journal of Invertebrate Pathology*, Band 12:S. 25–28, 1968.

- Telfer, M.G. und Hassall, M.: Ecotypic differentiation in the grasshopper *Chorthippus brunneus*: Life history varies in relation to climate. In: *Oecologia*, Band 121(2):S. 245–254, 1999.
- Tembrock, G.: *Akustische Kommunikation bei Säugetieren*. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 1996.
- Thorpe, W.H.: *Bird Song*. Cambridge University Press, Cambridge, 1961.
- Trivers, R.L.: *Sexual selection and the descent of man*, Chicago, IL: Aldine, Kapitel Parental investment and sexual selection, S. 136–179. 1972.
- Tuckerman, J.F., Gwynne, D.T. und Morris, G.K.: Reliable acoustic cues for female mate preference in a katydid (*Scudderia curvicauda*, Orthoptera: Tettigoniidae). In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Band 4:S. 106–113, 1993.
- Unsicker, S.B., Franzke, A., Specht, J., Köhler, G., Linz, J., Renker, C. und Weisser, W.W.: Plant species richness in montane grasslands affects the fitness of a generalist grasshopper species. In: *Ecology*, Band 91:S. 1083–1091, 2009.
- Unsicker, S.B., Oswald, A., G., Köhler und Weisser, W.W.: Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore. In: *Oecologia*, Band 156:S. 313–324, 2008.
- Uvarov, B.: *Grasshoppers and Locusts. Vol. I*. Cambridge University Press. London, 1966.
- Uvarov, B.: *Grasshoppers and Locusts. Vol. II*. Centre for Overseas Pest Research. London., 1977.
- v. Bertalanffy, L.: *Fundamental aspects of normal and malignant growth*, Elsevier, Amsterdam, Kapitel Principles and theory of growth, S. 137–259. 1960.
- v. Helversen, D.: Gesang des Männchens und Lautschema des Weibchens bei der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae). In: *Journal of Comparative Physiology*, Band 81:S. 381–422, 1972.
- v. Helversen, D., Balakrishnan, R. und v. Helversen, O.: Acoustic communication in a duetting grasshopper: receiver response variability, male strategies and signal design. In: *Anim*, Band 68(1):S. 131–144, 2004.
- v. Helversen, D. und v. Helversen, O.: Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken. II. Das Lautschema der Artbastarde. In: *Journal of Comparative Physiology*, Band 104:S. 301–323, 1975.
- v. Helversen, D. und v. Helversen, O.: 1981. In: *Nova Acta Leopold*, Band 54:S. 449–462, 1981.
- v. Helversen, D und v. Helversen, O.: *Neuroethology and behavioural physiology*, Springer Berlin Heidelberg, Kapitel Species recognition and acoustic localization in 'Acridid grasshoppers: a behavioural approach, S. 95–107. 1983.

- v. Helversen, D. und v. Helversen, O.: Acoustic pattern recognition in a grasshopper: processing in the time or frequency domain? In: *Biological Cybernetics*, Band 79:S. 467–476, 1998.
- v. Helversen, D., v. Helversen O. und Heller, K.-G.: When to Give up Bi-directional Communication: Effect of Female Response Song and of Female Phonotaxis on Mating Frequency in a Bushcricket (Orthoptera: Phaneropteridae: *Poecilimon affinis*). In: , unpublished.
- v. Helversen, O.: Angeborenes Erkennen akustischer Schlüsselreize. In: *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, Band 72:S. 42–59, 1979.
- v. Helversen, O. und Elsner, N.: The stridulatory movements of acridid grasshoppers recorded with an opto-electronic device. In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 122:S. 53–64, 1977.
- v. Helversen, O. und v. Helversen, D.: Forces driving coevolution of song and song recognition in grasshoppers. In: *Fortschritte der Zoologie*, Band 39:S. 253–284, 1994.
- v. Helversen, O. und v. Helversen, D.: Recognition of sex in the acoustic communication of the grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae). In: *Journal of Comparative Physiology (A)*, Band 180:S. 373–386, 1997.
- Vahed, K.: The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. In: *Biological Reviews*, Band 73:S. 4–e78, 1998.
- Wade, M.J. und Chang, N.W.: Increased male fertility in *Tribolium confusum* beetles after infection with the intracellular parasite Wolbachia. In: *Nature*, Band 373:S. 72–74, 1995.
- Walker, S.E. und Cade, W.H.: The effects of temperature and age on calling song in a field cricket with a complex calling song, *Teleogryllus oceanicus* (Orthoptera: Gryllidae). In: *Canadian Journal for Zoology*, Band 81:S. 1414–1420, 2003.
- Walker, T.: Factors responsible for intraspecific variation in the calling songs of crickets. In: *Evolution*, Band 16:S. 407–428, 1962.
- Walker, T.: Effects of Temperature of Rates in Poikilotherm Nervous Systems: Evidence from the Calling Songs of Meadow Katydid (Orthoptera: Tettigoniidae: *Orcehlum*) and Reanalysis of Published Data. In: *Journal of Comparative Physiology*, Band 101:S. 57–69, 1975.
- Wall, R. und Begon, M.: Population density, phenotype and reproductive output in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. In: *Entomology*, Band 12 (3):S. 331–339, 1987.
- Walters, R.J. und Hassall, M.: The temperature-size rule: does a general explanation exist after-all? In: *The American Naturalist*, Band 167(6):S. 510–523, 200.
- Weatherhead, P.J.: Ecological correlates of monogamy in tundra-breeding Savannah sparrows. In: *Auk*, Band 96:S. 39–401, 1979.

- Weber, T. und Thorson, J.: *Cricket Behavior and Neurobiology*, Cornell Univ. Press, Ithaca, Kapitel Phonotactic behavior of walking crickets, S. 310–339. 1989.
- Wedekind, C. und Folstad, I.: Adaptive or nonadaptive immunosuppression by sex hormones? In: *American Naturalist*, Band 143:S. 936–938, 1994.
- Wedekind, C. und Jakobsen, P.: Male-biased susceptibility to helminth infection: an experimental test with a copepod. In: *Oikos*, Band 81:S. 458–462, 1998.
- Werren, H., J. Windsor, D. und Guo, L.: Distribution of Wolbachia among Neotropical arthropods. In: *Proceedings of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, Band 262:S. 197–204, 1995.
- Werren, J.H.: *Endless Forms: Species and Speciation*, Oxford University Press, Oxford, Kapitel Wolbachia and speciation, S. 245–260. 1998.
- Werren, J.H., Baldo, L. und Clark, M.E.: Wolbachia: master manipulators of invertebrate biology. In: *Nature Reviews Microbiology*, Band 6:S. 741–751, 2008.
- Whitman, D.W.: Developmental thermal requirements for the grasshopper *Taeniopoda eques* (Orthoptera: Acrididae). In: *Annals of the Entomological Society of America*, Band 79:S. 711–714, 1986.
- Whitman, D.W.: The significance of body size in the Orthoptera: a review. In: *Journal of Orthoptera Research*, Band 17(2):S. 117–134, 2008. ISSN 1082-6467.
- Whitman, D.W.: *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanism and Consequences*, Science Publishers. Enfield, NH, USA, Kapitel Acclimation, S. 675–739. 2009.
- Willmer, P.G.: Microclimate and the environmental physiology of insects. In: *Advanced Insect Physiology*, Band 16:S. 1–57, 1982.
- Wirmer, A., Faustman, M. und Heinrich, R.: Reproductive behaviour of female *Chorthippus biguttulus* grasshoppers. In: *Journal of Insect Physiology*, Band 56(7):S. 745–753, 2010.
- Wittmann, J.P., Kolss, M. und Reinhold, K.: A neural network-based analysis of acoustic courtship signals and female responses in *Chorthippus biguttulus* grasshoppers. In: *Journal of Computational Neuroscience*, S. 657–659, 2010.
- Wu, M., Sun, L. V., Vamathevan, J., Riegler, M., Deboy, R., Brownlie, J. C., McGraw, E. A., Martin, W., Esser, C. und other authors: Phylogenomics of the reproductive parasite *Wolbachia pipientis* wMel: a streamlined genome overrun by mobile genetic elements. In: *PLoS Biol*, Band 2(3):S. E69, 2004.
- Zabal-Aguirre, M., Arroyo, F. und Bella, J.L.: Distribution of Wolbachia infection in *Chorthippus parallelus* populations within and beyond a Pyrenean hybrid zone. In: *Heredity*, Band 104:S. 174–184, 2010.
- Zahavi, A.: Mate selection: A selection for a handicap. In: *Journal of Theoretical Biology*, Band 53:S. 205 – 214, 1975.

- Zahavi, A.: The cost of honesty. In: *Journal of Theoretical Biology*, Band 67:S. 603–605, 1977.
- Zuk, M.: Parasite load, body size, and age of wild-caught male field crickets (Orthoptera: Gryllidae): Effects on sexual selection. In: *Evolution*, Band 42:S. 969–976, 1988.
- Zuk, M.: Disease, endocrine-immune interactions, and sexual selection. In: *Ecology*, Band 77:S. 1037–1042, 1996.
- Zuk, M. und Kollura, G.R.: Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. In: *The Quarterly Review of Biology*, Band 73:S. 415–138, 1998.
- Zuk, M. und McKean, K.A.: Sex differences in parasite infections: patterns and processes. In: *International Journal of Parasitology*, Band 26:S. 1009–1024, 1996.

Anhang

Tabellen zu Kapitel 2

Tabelle 1: Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse für die Gesangsparameter und deren Varianzen der Freiland-Männchen.

N=54 Männchen

Eigenwert	3,1757	2,6703	1,8533
Anteil	0,198	0,167	0,116
Kumulativ	0,198	0,365	0,481
Eigenwert	1,3565	1,2254	1,1283
Anteil	0,085	0,077	0,071
Kumulativ	0,566	0,643	0,713
Variable	Faktor1	Faktor2	Faktor3
Onset (dB)	-0,183	0,058	-0,438
Offset (dB)	0,355	-0,116	0,052
Periode (ms)	-0,400	0,281	0,218
Silbendauer (ms)	-0,303	0,375	0,212
Pausendauer (ms)	-0,427	-0,054	-0,118
Silbe/Pause	0,242	0,419	0,189
Onset-Anstiegsdauer (ms)	0,151	-0,268	0,088
max. Störpausentiefe (V)	-0,231	0,097	-0,271
Versdauer (ms)	0,007	0,238	0,195
Dauer Rampe (ms)	0,031	0,055	0,502
CV Onset (%)	-0,061	-0,135	0,079
CV Offset (%)	0,167	-0,271	-0,123
CV Periode (%)	0,072	0,113	-0,230
CV Silbendauer (%)	0,039	0,310	-0,438
CV Pausendauer (%)	0,357	0,270	-0,097
CV Silbe/Pause (%)	0,325	0,413	-0,131
Variable	Faktor4	Faktor5	Faktor6
Onset (dB)	-0,198	-0,111	0,266
Offset (dB)	0,055	0,14	-0,449
Periode (ms)	0,099	0,294	-0,103
Silbendauer (ms)	0,188	0,291	-0,052
Pausendauer (ms)	-0,02	0,208	-0,148
Silbe/Pause	0,008	0,05	0,069
Onset-Anstiegsdauer (ms)	0,185	0,289	0,500
max. Störpausentiefe (V)	-0,477	-0,243	-0,077
Versdauer (ms)	-0,169	-0,320	0,021
Dauer Rampe (ms)	-0,204	-0,337	0,266
CV Onset (%)	0,302	-0,423	-0,527
CV Offset (%)	-0,178	0,278	-0,088
CV Periode (%)	0,579	-0,323	0,222
CV Silbendauer (%)	0,246	0,023	-0,010
CV Pausendauer (%)	-0,241	0,170	-0,161
CV Silbe/Pause (%)	-0,051	0,046	-0,019

Im Folgenden befindet sich eine Tabelle, die die Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse der Gesangsparameter der F1-Männchen wiedergeben. Der erste Teil der Tabelle beinhaltet alle 65 getesteten Männchen, von denen allerdings nicht sämtliche Gesangsparameter vorhanden sind, der zweite Teil beinhaltet die 35 Männchen, deren Parameter vollständig vorlagen.

Tabelle 2: Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse für die Gesangsparameter und deren Varianzen der F1-Männchen. N=65

Eigenwert	3,0875	2,5013	1,6571	1,4558	1,3123
Anteil	0,221	0,179	0,118	0,104	0,094
Kumulativ	0,221	0,399	0,518	0,622	0,715
Variable	Faktor1	Faktor2	Faktor3	Faktor4	Faktor5
Onset (dB)	-0,09	0,255	0,167	-0,056	-0,660
Offset (dB)	0,064	-0,374	-0,125	-0,02	0,321
Periode (ms)	-0,293	0,382	-0,362	-0,170	0,223
Silbendauer (ms)	-0,161	0,477	-0,383	0,064	0,213
Pausendauer (ms)	-0,423	0,075	0,044	-0,480	0,051
Silbe/Pause	0,367	0,189	-0,307	0,434	0,060
Onset-Anstiegsdauer (ms)	-0,028	-0,099	-0,290	-0,222	-0,185
max. Störpausentiefe (V)	-0,022	-0,169	-0,013	-0,102	-0,174
CV Onset (%)	0,221	-0,171	0,087	-0,459	0,306
CV Offset (%)	-0,038	0,246	0,525	0,258	0,189
CV Periode (%)	0,227	0,258	0,321	-0,139	0,358
CV Silbendauer (%)	0,266	0,406	0,169	-0,247	-0,070
CV Pausendauer (%)	0,445	0,021	-0,288	-0,144	-0,142
CV Silbe/Pause (%)	0,435	0,144	-0,026	-0,325	-0,114

Tabelle 3: Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse für die Gesangsparameter und deren Varianzen der F1-Männchen. N=35

Eigenwert	3,4957	2,5153	2,2382	1,6719	1,3915
Anteil	0,218	0,157	0,14	0,104	0,087
Kumulativ	0,218	0,376	0,516	0,62	0,707
Variable	Faktor1	Faktor2	Faktor3	Faktor4	Faktor5
Onset (dB)	-0,223	-0,007	-0,23	0,038	-0,587
Offset (dB)	0,066	-0,272	0,147	-0,046	0,507
Periode (ms)	-0,321	0,360	0,164	0,302	0,235
Silbendauer (ms)	-0,216	0,465	0,225	0,257	0,160
Pausendauer (ms)	-0,405	-0,054	-0,157	0,184	0,256
Silbe/Pause	0,296	0,337	0,325	0,025	-0,128
Onset-Anstiegsdauer (ms)	0,120	-0,131	0,076	0,272	-0,201
max. Störpausentiefe (V)	-0,116	-0,326	0,003	0,327	0,055
Versdauer (ms)	0,083	0,029	-0,094	-0,572	0,257
Rampendauer (ms)	0,264	0,230	0,285	-0,162	0,034
CV Onset (%)	0,296	-0,177	-0,197	0,270	0,261
CV Offset (%)	-0,199	0,293	-0,25	-0,284	0,005
CV Periode (%)	0,086	0,234	-0,412	0,075	0,225
CV Silbendauer (%)	0,132	0,308	-0,454	0,080	0,011
CV Pausendauer (%)	0,434	0,120	0,062	0,268	-0,060
CV Silbe/Pause (%)	0,316	0,074	-0,375	0,180	0,051

Tabelle 4: Vergleich der Gesangsparameter der F1-Männchen bei verschiedenen Temperaturen.

Dargestellt sind die verglichenen Parameter, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=18

Parameter	statistischer Test	p
Onset (dB)	ANOVA	0,912
Offset (dB)	Friedman Test	0,115
Periode (ms)	Friedman Test	<0,0001 (30-33°C**)(33-36°C**)
Silbendauer (ms)	Friedman Test	<0,0001 (30-33°C*)(30-36°C**)(33-36°C*)
Pausendauer (ms)	Friedman Test	0,070
Silbe/Pause	Friedman Test	0,066
CV Onset (%)	ANOVA	0,068
CV Offset (%)	Friedman Test	0,838
CV Periode (%)	ANOVA	0,226
CV Silbendauer (%)	Friedman Test	0,390
CV Pausendauer (%)	Friedman Test	0,193
CV Silbe/Pause (%)	ANOVA	0,276

Tabelle 5: Vergleich der Gesangsparameter in verschiedenen Altern der Freiland- und der F1-Männchen.

Dargestellt sind die verglichenen Parameter, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=12 Freiland- und 15 F1-Männchen

Freiland		
Parameter	statistischer Test	p
Onset (dB)	Friedman	0,139
Offset (dB)	Friedman	0,082
Periode (ms)	Friedman	0,348
Silbendauer (ms)	ANOVA	0,377
Pausendauer (ms)	Friedman	0,873
Silbe/Pause	Friedman	0,94
Silbenanzahl	ANOVA	0,07
Versdauer (ms)	Friedman	0,04 (1.-3., 1.-4.**)
CV Onset (%)	ANOVA	0,291
CV Offset (%)	ANOVA	0,487
CV Periode (%)	ANOVA	0,846
CV Silbendauer (%)	ANOVA	0,937
CV Pausendauer (%)	ANOVA	0,893
CV Silbe/Pause (%)	Friedman	0,825

F1		
Parameter	statistischer Test	p
Onset (dB)	Friedman	0,975
Offset (dB)	Friedman	0,763
Periode (ms)	Friedman	0,242
Silbendauer (ms)	ANOVA	0,185
Pausendauer (ms)	ANOVA	0,261
Silbe/Pause	Friedman	0,273
Silbenanzahl	ANOVA	0,061
Versdauer (ms)	Friedman	0,307
CV Onset (%)	Friedman	0,622
CV Offset (%)	Friedman	0,868
CV Periode (%)	Friedman	0,406
CV Silbendauer (%)	ANOVA	0,548
CV Pausendauer (%)	ANOVA	0,586
CV Silbe/Pause (%)	Friedman	0,692

Tabelle 6: Werte der Gesangsparameter und deren Varianzen der Freiland-Männchen.

Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung für die Freiland-Männchen, N=54

	Onset (dB)	Offset (dB)	Periode (ms)	Silbendauer (ms)
Mittelwert	6,24	-12,80	87,37	70,50
Median	6,19	-10,72	83,28	66,66
Minimum	4,35	-27,93	66,47	53,43
Maximum	9,30	-6,55	120,78	117,31
SD	0,93	4,95	12,17	12,48
SF	0,13	0,67	1,64	1,68
normalverteilt?	ja	nein	nein	nein
CV interindividuell (%)	14,87	-38,65	13,93	17,71

	Pausendauer (ms)	Silbe/Pause	Onset-Anstiegsdauer (ms)	max. Störpauisentiefe (V)
Mittelwert	18,31	4,67	9,37	0,43
Median	17,78	4,12	9,00	0,44
Minimum	11,18	2,51	6,00	0,20
Maximum	30,66	12,36	16,00	0,67
SD	4,35	2,10	2,34	0,12
SF	0,59	0,28	0,319	0,017
normalverteilt?	ja	nein	nein	ja
CV interindividuell (%)	23,75	44,96	24,99	27,99

	Versdauer(ms)	Rampendauer (ms)	CV Onset (%)	CV Offset (%)
Mittelwert	2554,07	1309,81	14,94	-27,25
Median	2600,00	1315,00	14,16	-21,99
Minimum	1900,00	830,00	7,53	-70,12
Maximum	2980,00	1790,00	32,00	-3,10
SD	314,12	211,16	5,04	15,19
SF	42,750	28,740	0,680	2,048
normalverteilt?	nein	ja	nein	nein
CV interindividuell (%)	12,30	16,12	33,77	-55,76

	CV Periode (%)	CV Silbendauer (%)	CV Pausendauer (%)	CV Silbe/Pause (%)
Mittelwert	10,08	16,96	25,03	42,68
Median	8,12	16,12	20,49	37,02
Minimum	1,67	2,52	4,63	8,29
Maximum	26,45	41,26	69,71	117,85
SD	7,01	11,10	13,85	25,32
SF	0,946	1,496	1,867	3,414
normalverteilt?	nein	nein	nein	nein
CV interindividuell (%)	69,61	65,43	55,34	59,33

Tabelle 7: Werte der Gesangsparameter und deren Varianzen der F1-Männchen.

Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung für die F1-Männchen, N=65

	Onset (dB)	Offset (dB)	Periode (ms)	Silbendauer (ms)
Mittelwert	6,61	-16,76	87,77	69,59
Median	6,69	-15,05	86,31	68,21
Minimum	4,16	-32,02	68,36	51,33
Maximum	10,84	-7,33	116,34	92,15
SD	1,25	6,63	11,90	10,59
SF	0,17	0,89	1,67	1,48
normalverteilt?	ja	nein	nein	ja
CV interindividuell (%)	19,89	-39,18	12,89	14,39

	Pausendauer (ms)	Silbe/Pause	Onset-Anstiegsdauer (ms)	max. Störpauisentiefe (V)
Mittelwert	18,14	4,29	9,35	0,47
Median	18,25	4,08	8,00	0,13
Minimum	10,17	2,70	6,00	0,21
Maximum	26,40	8,72	14,00	0,65
SD	3,84	1,34	2,52	0,13
SF	0,54	0,19	0,32	0,02
normalverteilt?	ja	nein	nein	nein
CV interindividuell (%)	20,13	28,46	35,80	44,32

	Versdauer(ms)	Rampendauer (ms)	CV Onset (%)	CV Offset (%)
Mittelwert	2351,95	1171,05	14,60	-26,28
Median	2310,00	1180,00	14,20	-23,42
Minimum	1780,00	670,00	3,83	-73,37
Maximum	2960,00	1790,00	29,98	-3,10
SD	332,32	212,31	4,37	14,21
SF	8,11	5,18	0,59	1,92
normalverteilt?	ja	ja	nein	ja
CV interindividuell (%)	14,13	18,13	29,89	-54,08

	CV Periode (%)	CV Silbendauer (%)	CV Pausendauer (%)	CV Silbe/Pause (%)
Mittelwert	11,89	16,58	22,92	36,26
Median	10,16	14,48	20,49	33,25
Minimum	2,02	1,80	8,96	8,74
Maximum	35,31	46,13	50,41	93,66
SD	7,97	11,39	10,47	17,68
SF	1,07	1,54	1,41	2,38
normalverteilt?	ja	ja	nein	nein
CV interindividuell (%)	67,04	68,73	45,69	48,75

Tabelle 8: Altersabhängigkeit der Gesangsparameter der Freiland-Männchen.
Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung für die vier getesteten Alter, N=12

	Onset (dB)				Offset (dB)			
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	6,67	6,98	6,29	7,10	-12,18	-12,50	-11,71	-16,36
Median	6,74	7,33	6,11	7,32	-11,69	-12,72	-10,26	-16,08
Minimum	5,34	4,57	4,86	5,51	-18,08	-18,61	-23,60	-26,91
Maximum	8,08	8,40	7,78	7,72	-9,08	-8,19	-7,33	-9,41
SD	0,87	1,18	0,88	0,75	2,43	3,30	4,87	5,13
SF	0,24	0,33	0,24	0,21	0,67	0,91	1,35	1,42
normalverteilt?	ja	ja	ja	nein	ja	ja	nein	ja

	Periode (ms)				Silbendauer (ms)			
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	75,73	73,54	77,07	77,63	58,53	57,49	60,01	60,43
Median	74,30	73,01	77,62	75,60	55,59	58,76	59,54	60,67
Minimum	64,38	69,42	66,47	73,20	49,06	48,28	53,43	54,91
Maximum	91,38	79,46	82,28	85,86	74,03	62,35	66,68	67,81
SD	7,38	3,41	4,65	3,96	8,10	4,44	3,91	4,75
SF	2,04	0,94	1,29	1,1	2,24	1,23	1,08	1,31
normalverteilt?	ja	ja	ja	nein	ja	ja	ja	ja

	Pausendauer (ms)				Silbe/Pause			
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	16,82	16,02	16,24	16,75	3,97	3,80	4,05	3,70
Median	17,42	15,97	15,56	17,42	3,78	4,06	4,27	3,42
Minimum	9,75	12,66	11,31	11,93	2,46	2,22	2,51	3,00
Maximum	22,86	22,10	22,83	19,49	6,77	4,89	5,64	5,69
SD	4,68	2,73	3,39	2,38	1,48	0,89	0,96	0,77
SF	1,29	0,76	0,94	0,66	0,41	0,25	0,27	0,21
normalverteilt?	ja	ja	ja	nein	ja	ja	ja	nein

	Silbenanzahl				Versdauer (ms)			
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	23,17	28,33	26,92	28,67	1746,77	2074,95	2070,43	2226,75
Median	23,00	25,00	26,50	27,50	1646,43	1890,08	1993,96	2180,27
Minimum	16,00	18,00	20,00	24,00	1287,58	1377,72	1614,00	1756,80
Maximum	30,00	44,00	36,00	39,00	2478,15	3099,45	2743,96	2952,30
SD	4,32	7,48	4,83	4,52	340,50	509,93	370,95	379,06
SF	1,20	2,07	1,34	1,25	94,11	140,94	102,52	104,77
normalverteilt?	ja	nein	ja	ja	ja	ja	ja	ja

	CV Onset (%)				CV Offset (%)			
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	16,86	13,04	14,39	13,26	-25,58	-26,42	-20,55	-28,92
Median	15,83	12,66	13,93	12,84	-24,32	-20,89	-20,32	-32,13
Minimum	5,75	5,97	0,86	11,05	-52,26	-63,25	-35,38	-45,30
Maximum	26,94	19,14	32,00	16,40	-11,07	-7,36	2,07	-3,60
SD	6,45	3,91	7,44	1,66	11,41	16,87	11,29	13,23
SF	1,86	1,13	2,15	0,48	3,29	4,87	3,26	3,82
normalverteilt?	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja

	CV Periode (%)				CV Silbendauer (%)			
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	10,94	8,91	9,52	8,50	12,99	14,86	13,82	15,14
Median	10,57	7,43	5,76	6,35	12,67	12,94	11,14	12,73
Minimum	3,02	1,19	2,12	1,92	3,84	3,83	2,13	3,04
Maximum	24,11	23,72	26,12	23,47	20,89	41,27	32,84	32,72
SD	5,51	7,94	8,00	6,60	5,60	9,99	9,79	10,60
SF	1,59	2,29	2,31	1,91	1,62	2,88	2,83	3,06
normalverteilt?	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja

	CV Pausendauer (%)				CV Silbe/Pause (%)			
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	22,30	22,18	25,10	24,71	32,18	32,91	36,43	37,87
Median	20,82	21,32	24,07	25,28	27,45	26,76	30,96	36,56
Minimum	8,11	6,34	2,75	9,32	12,11	9,62	0,94	17,38
Maximum	44,72	47,40	44,23	40,84	68,03	67,65	81,93	63,54
SD	11,12	12,42	13,21	10,43	17,71	17,61	23,55	15,34
SF	3,21	3,59	3,81	3,01	5,11	5,08	6,80	4,43
normalverteilt?	ja	ja	ja	ja	nein	ja	ja	ja

Tabelle 9: Altersabhängigkeit der Gesangsparameter der F1-Männchen.

Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung für die vier getesteten Alter, N=15

	Onset (dB)				Offset (dB)			
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	6,58	6,57	6,65	6,41	-14,96	-13,12	-14,01	-14,19
Median	6,16	6,16	6,46	6,42	-13,68	-12,59	-13,63	-11,05
Minimum	4,51	4,63	5,01	4,68	-27,33	-21,40	-25,90	-29,50
Maximum	12,17	10,03	9,25	9,17	-8,40	-8,03	-8,90	-7,67
SD	1,73	1,48	1,29	1,27	5,34	3,39	3,95	6,75
SF	0,41	0,35	0,32	0,32	1,26	0,80	0,98	1,68
normalverteilt?	nein	ja	ja	ja	ja	ja	nein	ja
Periode (ms)				Silbendauer (ms)				
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	86,06	80,65	84,93	87,95	66,62	64,23	68,20	72,23
Median	87,37	75,70	83,52	85,46	67,56	60,78	65,25	70,13
Minimum	59,98	65,38	70,47	78,05	47,27	44,63	54,02	62,46
Maximum	105,26	100,17	102,37	110,19	87,55	88,72	88,55	94,37
SD	10,52	11,12	10,87	9,03	10,21	12,58	9,58	8,33
SF	2,47	2,62	2,71	2,25	2,40	2,96	2,39	2,08
normalverteilt?	ja	nein	ja	ja	ja	ja	ja	ja
Pausendauer (ms)				Silbe/Pause				
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	18,77	16,21	16,35	16,95	3,98	5,07	5,37	4,94
Median	18,34	17,22	17,51	15,26	3,96	4,46	4,28	4,82
Minimum	12,35	6,45	7,94	12,17	2,39	1,90	3,22	3,07
Maximum	25,68	23,81	23,59	24,64	6,12	12,45	12,24	7,66
SD	3,57	4,33	4,47	4,11	0,97	2,78	2,71	1,35
SF	0,84	1,02	1,11	1,02	0,23	0,65	0,68	0,34
normalverteilt?	ja	ja	ja	ja	ja	nein	nein	ja
Silbenanzahl				Versdauer (ms)				
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	23,71	28,71	26,67	26,60	2035,15	2315,84	2253,36	2331,36
Median	24,00	29,00	27,00	26,00	2070,36	2120,48	2067,36	2319,77
Minimum	12,00	19,00	18,00	21,00	1028,62	1596,76	1743,84	1951,25
Maximum	37,00	49,00	33,00	32,00	3003,03	4263,54	2841,81	2895,71
SD	6,25	6,63	3,87	3,00	570,67	651,99	376,74	288,54
SF	1,47	1,56	0,96	0,75	134,28	153,41	93,98	71,97
normalverteilt?	ja	ja	ja	ja	ja	ja	nein	ja
CV Onset (%)				CV Offset (%)				
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	14,81	13,84	12,48	12,66	-21,29	-24,36	-23,94	-20,72
Median	14,50	11,67	12,26	11,56	-18,73	-23,05	-22,16	-20,18
Minimum	7,39	7,60	8,12	7,49	-37,53	-44,94	-43,79	-50,88
Maximum	24,90	30,21	17,75	24,61	-3,41	-8,80	-12,22	-0,47
SD	4,64	5,91	3,27	4,83	9,86	12,63	9,57	12,97
SF	0,31	0,39	0,22	0,32	0,66	0,84	0,64	0,86
normalverteilt?	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja
CV Periode (%)				CV Silbendauer (%)				
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	11,97	7,56	9,44	8,60	13,77	15,59	19,87	14,47
Median	9,81	4,30	6,45	6,00	12,44	8,75	15,84	8,06
Minimum	2,38	1,78	1,52	1,17	1,70	2,68	2,77	2,42
Maximum	30,94	23,94	25,77	20,89	27,45	39,50	49,86	38,50
SD	8,82	7,13	8,28	6,69	8,28	13,87	16,13	11,59
SF	0,59	0,48	0,55	0,45	0,55	0,92	1,08	0,77
normalverteilt?	ja	nein	ja	ja	ja	nein	ja	nein
CV Pausendauer (%)				CV Silbe/Pause (%)				
	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Mittelwert	22,87	25,12	31,47	27,36	34,96	33,40	44,28	35,70
Median	23,33	18,51	22,82	22,28	36,52	27,17	48,11	26,89
Minimum	6,81	6,35	9,58	10,79	8,00	7,52	10,65	13,61
Maximum	43,11	86,20	80,63	58,44	69,44	65,02	84,61	95,83
SD	10,23	21,65	21,56	13,36	16,30	21,11	23,65	25,08
SF	0,68	1,44	1,44	0,89	1,09	1,41	1,58	1,67
normalverteilt?	ja	ja	ja	nein	ja	ja	ja	nein

Tabelle 10: Temperaturabhängigkeit der Gesangsparameter der F1-Männchen.

Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung für die drei getesteten Temperaturen, N=18

	Onset (dB)			Offset (dB)		
	30° C	33° C	36° C	30° C	33° C	36° C
Mittelwert	6,34	6,35	6,43	-14,37	-14,29	-13,29
Median	6,35	6,14	6,67	-14,09	-10,66	-11,19
Minimum	4,61	4,40	4,61	-27,93	-31,35	-28,89
Maximum	9,30	8,87	7,90	-8,56	-7,09	-7,07
SD	1,20	1,27	1,00	5,05	6,59	5,79
SF	0,28	0,29	0,23	1,16	1,51	1,33
normalverteilt?	ja	ja	ja	nein	nein	nein

	Periode (ms)			Silbendauer (ms)		
	30° C	33° C	36° C	30° C	33° C	36° C
Mittelwert	91,34	78,63	69,35	73,1	61,19	54,71
Median	89,76	75,73	70,34	73,41	58,13	53,31
Minimum	74,90	70,60	62,80	55,56	51,59	46,16
Maximum	115,80	102,73	82,51	91,35	80,26	86,60
SD	9,27	8,19	4,70	9,17	8,37	8,84
SF	2,12	1,88	1,08	2,10	1,92	2,03
normalverteilt?	ja	nein	nein	nein	nein	nein

	Pausendauer (ms)			Silbe/Pause		
	30° C	33° C	36° C	30° C	33° C	36° C
Mittelwert	18,68	18,17	16,09	4,69	3,73	3,95
Median	18,88	17,83	16,96	4,10	3,52	3,47
Minimum	12,56	12,99	8,91	2,81	2,27	2,84
Maximum	26,40	25,74	18,42	12,36	6,14	11,68
SD	3,67	3,22	2,25	2,23	1,06	1,98
SF	0,84	0,74	0,52	0,51	0,24	0,45
normalverteilt?	ja	ja	ja	nein	ja	nein

	CV Onset (%)			CV Offset (%)		
	30° C	33° C	36° C	30° C	33° C	36° C
Mittelwert	14,10	15,33	16,84	-28,47	-27,47	-28,16
Median	14,37	14,72	15,86	-22,73	-25,10	-23,32
Minimum	7,90	7,87	10,71	-73,37	-55,52	-59,45
Maximum	19,90	24,08	30,29	-3,10	-4,43	-11,56
SD	3,17	4,18	4,47	17,42	13,94	15,60
SF	0,77	1,01	1,08	4,23	3,38	3,78
normalverteilt?	ja	ja	ja	nein	ja	ja

	CV Periode (%)			CV Silbendauer (%)		
	30° C	33° C	36° C	30° C	33° C	36° C
Mittelwert	11,44	8,01	10,34	15,75	13,24	17,01
Median	10,21	6,49	12,84	14,48	12,98	15,04
Minimum	1,85	2,56	2,51	3,68	4,51	7,24
Maximum	26,45	16,52	19,95	35,90	32,98	44,20
SD	7,53	4,85	6,01	11,20	7,88	11,27
SF	1,83	1,18	1,46	2,72	1,91	2,73
normalverteilt?	ja	ja	ja	ja	nein	nein

	CV Pausendauer (%)			CV Silbe/Pause (%)		
	30° C	33° C	36° C	30° C	33° C	36° C
Mittelwert	21,84	21,03	23,99	36,42	31,04	39,10
Median	18,51	19,95	22,58	30,09	31,33	36,53
Minimum	11,65	5,96	13,57	13,78	15,15	24,10
Maximum	69,71	48,22	36,85	87,01	60,49	70,28
SD	13,52	9,27	6,94	20,30	10,49	13,88
SF	3,28	2,25	1,68	4,92	2,55	3,37
normalverteilt?	nein	ja	ja	ja	ja	ja

Tabelle 11: Temperaturabhängigkeit der Gesangsparameter der Freiland-Männchen.
Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung für die drei getesteten Temperaturen, N=17

	Onset (dB)			Offset (dB)		
	30°C	33°C	36°C	30°C	33°C	36°C
Mittelwert	6,31	6,15	6,15	-13,53	-12,90	-13,37
Median	6,17	6,01	6,34	-12,45	-12,97	-11,47
Minimum	4,35	4,78	4,08	-27,93	-26,09	-28,89
Maximum	9,30	9,19	7,87	-7,57	-7,09	-7,07
SD	1,17	1,29	1,03	5,44	4,62	5,26
SF	0,27	0,30	0,24	1,28	1,09	1,24
normalverteilt?	ja	ja	ja	ja	ja	ja
	Periode (ms)			Silbendauer (ms)		
	30°C	33°C	36°C	30°C	33°C	36°C
Mittelwert	92,07	84,45	75,51	78,11	66,99	63,60
Median	90,31	83,66	71,31	76,75	65,18	60,11
Minimum	68,78	65,23	62,80	55,56	52,80	49,81
Maximum	119,60	109,61	111,13	117,96	83,56	90,30
SD	13,26	11,13	12,22	14,38	10,00	12,42
SF	3,12	2,62	2,88	3,38	2,35	2,92
normalverteilt?	ja	ja	nein	ja	ja	ja
	Pausendauer (ms)			Silbe/Pause		
	30°C	33°C	36°C	30°C	33°C	36°C
Mittelwert	19,04	18,96	15,63	4,94	3,84	4,85
Median	17,78	18,33	15,87	4,35	3,62	3,96
Minimum	12,56	14,46	8,73	2,76	2,27	3,04
Maximum	30,66	27,09	20,67	12,36	5,20	11,68
SD	4,83	3,55	3,34	2,29	0,79	2,38
SF	1,14	0,84	0,79	0,54	0,19	0,56
normalverteilt?	ja	ja	ja	nein	ja	nein
	CV Onset (%)			CV Offset (%)		
	30°C	33°C	36°C	30°C	33°C	36°C
Mittelwert	14,55	15,17	14,62	-29,15	-23,84	-32,30
Median	14,87	14,44	14,13	-23,64	-22,01	-26,38
Minimum	7,53	7,75	6,83	-55,71	-58,6	-71,06
Maximum	22,45	28,2	20,36	-3,1	-4,43	-11,31
SD	4,34	5,34	3,77	15,92	14,9	18,98
SF	1,02	1,26	0,89	3,75	3,51	4,47
normalverteilt?	ja	ja	ja	ja	ja	ja
	CV Periode (%)			CV Silbendauer (%)		
	30°C	33°C	36°C	30°C	33°C	36°C
Mittelwert	11,3	8,77	13,45	24,19	19,90	29,05
Median	11,29	8,59	13,22	23,58	18,17	30,63
Minimum	1,85	2,53	1,48	3,68	0,42	6,07
Maximum	26,45	17,52	43,19	48,58	37,96	47,1
SD	7,37	4,68	12,09	13,76	13,05	14,24
SF	1,73	1,10	2,84	3,243	3,070	3,35
normalverteilt?	ja	ja	nein	ja	ja	ja
	CV Pausendauer (%)			CV Silbe/Pause (%)		
	30°C	33°C	36°C	30°C	33°C	36°C
Mittelwert	21	19,90	24,34	42,68	35,14	48,77
Median	17,09	22,64	26,92	40,03	36,81	45,96
Minimum	6,81	3,2	7,07	16,6	3,44	23,46
Maximum	69,71	30,44	45,19	117,85	73,72	73,72
SD	13,94	7,5	9,80	25,69	14,85	15,36
SF	3,28	1,76	2,31	6,05	3,49	3,62
normalverteilt?	nein	ja	ja	nein	ja	ja

Tabellen zu Kapitel 3

Tabelle 12: Vergleich der Morphologieparametern der F1- und der Freiland-Männchen. Dargestellt sind die verglichenen Parameter, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=54 Freiland und 65 F1-Männchen

Parameter	statistischer Test	p
Femurlänge (mm)	Mann-Whitney	0,085
Femurbreite (mm)	Mann-Whitney	<0,0001
Femurgewicht (mg)	Mann-Whitney	0,288
Beingewicht (mg)	Mann-Whitney	0,345
Thoraxbreite (mm)	Mann-Whitney	<0,0001
Kopfkapselbreite (mm)	Mann-Whitney	<0,0001
Zahnreihenlänge (mm)	Mann-Whitney	<0,0001
Zahnanzahl	Mann-Whitney	0,003
Zahndichte (Zähne/mm)	Unpaired t-test	<0,0001

Tabelle 13: Korrelation der Entwicklungszeit mit den Gesangs- und Morphologieparametern sowie der Umkrustungsrate der F1-Männchen.

Dargestellt sind die mit der Nymphenzeitdauer korrelierten Parameter, der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p; N=20

Parameter	statistischer Test	r	p
Femurlänge (mm)	Spearman	-0,348	0,133
Femurbreite (mm)	Pearson	-0,166	0,484
Femurgewicht (mg)	Pearson	-0,282	0,229
Beingewicht (mg)	Spearman	-0,389	0,090
Thoraxbreite (mm)	Spearman	0,098	0,680
Kopfkapselbreite (mm)	Pearson	0,162	0,495
Zahnreihenlänge (mm)	Pearson	0,052	0,829
Zahnanzahl	Pearson	-0,265	0,258
Zähne/mm	Pearson	-0,210	0,375
Onset (dB)	Pearson	-0,195	0,410
Offset (dB)	Pearson	-0,364	0,115
Periode (ms)	Pearson	0,122	0,608
Silbendauer (ms)	Pearson	0,450	0,046
Pausendauer (ms)	Pearson	-0,137	0,564
Silbe/Pause	Pearson	0,304	0,192
Versdauer (ms)	Pearson	0,212	0,369
Dauer Rampe (ms)	Pearson	-0,142	0,549
Onsetanstiegsdauer (ms)	Spearman	-0,117	0,625
max. Störpausentiefe (V)	Pearson	-0,443	0,050
CV Onset (%)	Pearson	0,520	0,019
CV Offset (%)	Pearson	-0,305	0,190
CV Periode (%)	Pearson	0,218	0,357
CV Silbendauer (%)	Pearson	0,553	0,011
CV Pausendauer (%)	Pearson	0,603	0,005
CV Silbe/Pause (%)	Pearson	0,438	0,054
Umkrustung (kPixel)	Pearson	0,282	0,229

Tabelle 14: Werte der Morphologieparameter der Freiland- und der F1-Männchen.

Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Morphologieparameter Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung, N=54 Freiland-, 65 F1-Männchen

Freiland			
	Femurlänge (mm)	Femurbreite (mm)	Femurgewicht (mg)
Mittelwert	8,97	1,94	7,63
Median	9,14	1,92	7,33
Minimum	6,87	1,45	5,87
Maximum	10,14	2,22	10,22
SD	0,69	0,16	1,11
SF	0,09	0,02	0,15
normalverteilt?	ja	nein	nein
	Beingewicht (mg)	Thoraxbreite (mm)	Kopfkapselbreite (mm)
Mittelwert	8,79	2,41	2,22
Median	8,54	2,44	2,22
Minimum	6,66	1,85	1,74
Maximum	11,58	2,87	2,66
SD	1,07	0,24	0,21
SF	0,15	0,03	0,03
normalverteilt?	nein	nein	nein
	Zahnreihenlänge (mm)	Zahnanzahl	Zähne/mm
Mittelwert	3,14	72,98	23,25
Median	3,12	73,00	23,38
Minimum	3,00	67,00	20,00
Maximum	3,46	80,00	25,81
SD	0,11	3,12	1,38
SF	0,01	0,42	0,19
normalverteilt?	nein	nein	ja
F1			
	Femurlänge (mm)	Femurbreite (mm)	Femurgewicht (mg)
Mittelwert	8,72	2,12	7,61
Median	8,90	2,12	7,95
Minimum	6,66	1,98	5,44
Maximum	10,14	2,23	10,22
SD	0,84	0,07	1,11
SF	0,116	0,009	0,153
normalverteilt?	nein	ja	nein
	Beingewicht (mg)	Thoraxbreite (mm)	Kopfkapselbreite (mm)
Mittelwert	8,73	2,01	2,09
Median	8,98	2,01	2,12
Minimum	6,23	1,89	1,83
Maximum	11,19	2,21	2,3
SD	1,05	0,08	0,11
SF	0,146	0,011	0,015
normalverteilt?	nein	nein	nein
	Zahnreihenlänge (mm)	Zahnanzahl	Zähne/mm
Mittelwert	3,32	71,33	21,53
Median	3,32	71,00	21,36
Minimum	3,06	66	19,44
Maximum	3,66	79	24,92
SD	0,15	3,08	1,32
SF	0,021	0,427	0,183
normalverteilt?	ja	ja	nein

Tabelle 15: Korrelation der Phasenverschiebung der Hinterbeine mit den Gesangs- und Morphologieparametern der F1-Männchen.

Dargestellt sind die mit der Phasenverschiebung der Hinterbeine korrelierten Parameter, der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p ; $N=21$

Parameter	statistischer Test	r	p
Onset (dB)	Pearson	0,326	0,149
Offset (dB)	Pearson	-0,067	0,772
Periode (ms)	Pearson	0,210	0,362
Silbendauer (ms)	Pearson	0,157	0,498
Pausendauer (ms)	Pearson	0,073	0,754
Silbe/Pause	Pearson	0,088	0,704
Onset-Anstiegsdauer (ms)	Spearman	-0,310	0,171
max. Störpausentiefe (V)	Pearson	-0,463	0,034
Versdauer (ms)	Spearman	-0,103	0,655
Dauer Rampe (ms)	Pearson	-0,244	0,285
CV Onset (%)	Pearson	-0,309	0,174
CV Offset (%)	Pearson	0,087	0,709
CV Periode (%)	Pearson	-0,034	0,882
CV Silbendauer (%)	Pearson	-0,268	0,240
CV Pausendauer (%)	Pearson	-0,339	0,133
CV Silbe/Pause (%)	Pearson	-0,287	0,207
Femurlänge (mm)	Pearson	0,152	0,510
Femurbreite (mm)	Pearson	-0,065	0,779
Femurgewicht (mg)	Pearson	-0,259	0,258
Beingewicht (mg)	Pearson	-0,295	0,194
Thoraxbreite (mm)	Pearson	0,475	0,030
Kopfkapselbreite (mm)	Spearman	-0,174	0,450
Zahnreihenlänge (mm)	Pearson	0,435	0,049
Zahnanzahl	Pearson	0,501	0,021
Zähne/mm	Spearman	-0,007	0,976

Tabellen zu Kapitel 4

Tabelle 16: Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse der Gesangs-, Morphologie und Umkrustungsdaten der Freiland-Männchen.

N=15

Eigenwert	6,8317	5,5696	3,7768	2,6776
Anteil	0,263	0,214	0,145	0,103
Kumulativ	0,263	0,477	0,622	0,725
Variable	Faktor1	Faktor2	Faktor3	Faktor4
Onset (dB)	0,263	-0,181	-0,123	-0,209
Offset (dB)	0,034	0,242	0,012	-0,148
Periode (ms)	-0,229	-0,010	0,258	-0,098
Silbendauer (ms)	-0,228	0,143	0,105	0,257
Pausendauer (ms)	-0,035	-0,225	0,141	-0,465
Silbe/Pause	0,080	0,205	0,005	0,501
Onset-Anstiegsdauer (ms)	-0,092	-0,162	-0,239	0,056
max. Störpausentiefe (V)	0,167	-0,190	0,071	0,201
Versdauer (ms)	-0,132	-0,215	0,218	-0,159
Dauer Rampe (ms)	-0,107	-0,304	-0,029	0,013
CV Onset (%)	0,048	0,252	0,089	-0,329
CV Offset (%)	-0,081	0,221	-0,089	-0,014
CV Periode (%)	-0,103	0,018	0,401	-0,148
CV Silbendauer (%)	0,134	-0,119	0,424	-0,050
CV Pausendauer (%)	0,305	0,056	0,217	0,181
CV Silbe/Pause (%)	0,220	-0,114	0,352	0,153
Femurlänge (mm)	0,194	-0,289	-0,033	0,202
Femurbreite (mm)	0,112	0,126	-0,261	-0,200
Femurgewicht (mg)	0,358	0,012	0,024	0,006
Beingewicht (mg)	0,363	0,000	-0,028	-0,049
Thoraxbreite (mm)	0,264	-0,026	-0,156	-0,109
Kopfkapselbreite (mm)	0,316	-0,002	0,027	-0,047
Zahnreihenlänge (mm)	-0,042	-0,230	-0,361	-0,049
Zahnanzahl	0,205	0,274	-0,107	-0,157
Zähne/mm	0,176	0,327	0,107	-0,096
Umkrustung (mm ²)	0,133	-0,341	-0,013	-0,010

Tabelle 17: Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse der Gesangs-, Morphologie und Umkrustungsdaten der F1-Männchen.
N=15

Eigenwert	5,2621	4,584	3,2092	2,2909
Anteil	0,239	0,208	0,146	0,104
Kumulativ	0,239	0,448	0,593	0,698
Variable	Faktor1	Faktor2	Faktor3	Faktor4
Onset (dB)	-0,095	-0,130	-0,373	0,319
Offset (dB)	0,089	-0,283	-0,001	-0,294
Periode (ms)	-0,212	0,316	-0,172	-0,097
Silbendauer (ms)	-0,032	0,421	-0,020	-0,156
Pausendauer (ms)	-0,291	0,078	-0,144	0,197
Silbe/Pause	0,297	0,110	0,045	-0,264
CV Onset (%)	0,170	0,159	0,231	-0,155
CV Offset (%)	0,128	-0,110	0,211	0,136
CV Periode (%)	0,283	0,016	0,134	0,122
CV Silbendauer (%)	0,255	0,198	-0,261	0,095
CV Pausendauer (%)	0,283	0,203	-0,193	-0,220
CV Silbe/Pause (%)	0,303	0,128	-0,268	-0,113
Femurlänge (mm)	0,099	-0,365	-0,162	0,159
Femurbreite (mm)	-0,279	-0,062	-0,195	-0,015
Femurgewicht (mg)	-0,137	-0,184	-0,271	-0,354
Beingewicht (mg)	-0,066	-0,157	-0,332	-0,387
Thoraxbreite (mm)	0,191	-0,073	-0,327	-0,086
Kopfkapselbreite (mm)	0,055	0,305	-0,132	-0,002
Zahnreihenlänge (mm)	0,252	-0,273	-0,147	0,076
Zahnanzahl	-0,211	-0,199	0,066	-0,314
Zähne/mm	-0,345	0,104	0,157	-0,261
Umkrustung (mm²)	-0,157	0,233	-0,303	0,247

Tabellen zu Kapitel 5

Tabelle 18: Korrelation der Gesangs- und der Morphologieparameter der Freiland-Weibchen.

Dargestellt sind mit den jeweiligen Morphologieparametern korrelierten Gesangsparameter, der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p ; $N=15$ Weibchen

Kopfkapselbreite (mm)			
Parameter	statistischer Test	r	p
Onset (db)	Spearman	0,113	0,689
Offset (db)	Spearman	0,005	0,985
Periode (ms)	Spearman	0,291	0,292
Silbendauer (ms)	Spearman	0,157	0,576
Pausendauer (ms)	Spearman	0,018	0,950
Silbe/Pause	Spearman	0,080	0,776
Onset-Anstiegsdauer (ms)	Spearman	0,195	0,486
max. Störpausentiefe (V)	Spearman	-0,07	0,805
Versdauer (ms)	Spearman	-0,234	0,401
Thoraxbreite (mm)			
Parameter	statistischer Test	r	p
Onset (db)	Spearman	0,234	0,401
Offset (db)	Spearman	-0,039	0,676
Periode (ms)	Spearman	-0,046	0,643
Silbendauer (ms)	Spearman	-0,031	0,774
Pausendauer (ms)	Spearman	-0,029	0,805
Silbe/Pause	Spearman	-0,026	0,845
Onset-Anstiegsdauer (ms)	Spearman	-0,029	0,849
max. Störpausentiefe (V)	Spearman	-0,055	0,774
Versdauer (ms)	Spearman	-0,052	0,853
Femurlänge (mm)			
Parameter	statistischer Test	r	p
Onset (db)	Pearson	-0,141	0,616
Offset (db)	Pearson	-0,037	0,895
Periode (ms)	Pearson	0,539	0,038
Silbendauer (ms)	Pearson	0,475	0,073
Pausendauer (ms)	Pearson	0,363	0,184
Silbe/Pause	Pearson	0,118	0,674
Onset-Anstiegsdauer (ms)	Pearson	0,066	0,816
max. Störpausentiefe (V)	Pearson	-0,032	0,895
Versdauer (ms)	Pearson	0,144	0,608

Tabelle 19: Korrelation der Antwortfrequenz der Göttinger Weibchen mit den Gesangs- und den Morphologieparametern der populationseigenen Männchen. Dargestellt sind die mit der mittleren Antwortfrequenz korrelierten Gesangs- und Morphologiewerte, der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p; N=15 Weibchen, 10 Männchen-Gesänge

Parameter	statistischer Test	r	p
Onset (dB)	Pearson	0,721	0,019
Offset (dB)	Pearson	-0,099	0,786
Periode (ms)	Pearson	-0,17	0,640
Silbendauer (ms)	Pearson	-0,454	0,188
Pausendauer (ms)	Pearson	0,402	0,249
Silbe/Pause	Spearman	-0,697	0,03
Versdauer(ms)	Pearson	0,301	0,399
Rampendauer (ms)	Pearson	0,134	0,712
Onset-Anstiegsdauer (ms)	Pearson	0,028	0,938
max. Störpausentiefe (V)	Pearson	0,384	0,273
Femurlänge (mm)	Spearman	0,119	0,366
Femurbreite (mm)	Pearson	0,091	0,531
Femurgewicht (mg)	Pearson	0,110	0,498
Beingewicht (mg)	Pearson	0,071	0,707
Thoraxbreite (mm)	Spearman	-0,041	0,864
Kopfkapselbreite (mm)	Pearson	0,035	0,925

Tabellen zu Kapitel 6

Tabelle 20: Korrelation der Antwortfrequenz der Weibchen jeder Population mit den Gesangs- und den Morphologieparametern der populationseigenen Männchen.

Dargestellt sind die mit der mittleren Antwortfrequenz korrelierten Gesangsparameter, der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p ; $N=15$ Weibchen, 10 Männchen-Gesänge

Bielefeld			
Parameter	statistischer Test	r	p
Onset (dB)	Pearson	0,051	0,890
Offset (dB)	Pearson	-0,289	0,418
Periode (ms)	Pearson	0,175	0,629
Silbendauer (ms)	Pearson	0,191	0,597
Pausendauer (ms)	Spearman	-0,309	0,387
Silbe/Pause	Pearson	0,051	0,890
Versdauer (ms)	Pearson	-0,337	0,342
Dauer Rampe (ms)	Pearson	-0,336	0,343
Göttingen			
Parameter	statistischer Test	r	p
Onset (dB)	Pearson	0,721	0,019
Offset (dB)	Pearson	-0,099	0,786
Periode (ms)	Pearson	-0,17	0,640
Silbendauer (ms)	Pearson	-0,454	0,188
Pausendauer (ms)	Pearson	0,402	0,249
Silbe/Pause	Spearman	-0,697	0,031
Versdauer (ms)	Pearson	0,301	0,398
Dauer Rampe (ms)	Pearson	0,134	0,712
Freiburg			
Parameter	statistischer Test	r	p
Onset (dB)	Pearson	-0,373	0,288
Offset (dB)	Pearson	0,321	0,366
Periode (ms)	Pearson	-0,54	0,107
Silbendauer (ms)	Pearson	-0,305	0,392
Pausendauer (ms)	Pearson	-0,277	0,439
Silbe/Pause	Pearson	0,091	0,804
Versdauer (ms)	Pearson	0,059	0,871
Dauer Rampe (ms)	Pearson	-0,161	0,656
Hoppegarten			
Parameter	statistischer Test	r	p
Onset (dB)	Pearson	0,125	0,730
Offset (dB)	Pearson	-0,164	0,651
Periode (ms)	Spearman	0,418	0,233
Silbendauer (ms)	Spearman	0,358	0,313
Pausendauer (ms)	Pearson	-0,083	0,820
Silbe/Pause	Pearson	0,285	0,425
Versdauer (ms)	Pearson	0,294	0,409
Dauer Rampe (ms)	Pearson	0,113	0,755

Tabelle 21: Werte der Morphologieparameter der Weibchen aller Populationen und der F1-Weibchen aus Göttingen.

Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Morphologieparameter Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung, N=je 15

Bielefeld			
	Kopfkapselbreite (mm)	Thoraxbreite (mm)	Femurlänge (mm)
Mittelwert	2,35	2,55	10,06
Median	2,31	2,33	10,19
Minimum	2,04	2,15	8,62
Maximum	2,71	3,52	11,23
SD	0,20	0,46	0,78
SF	0,05	0,12	0,20
normalverteilt?	ja	nein	ja
Göttingen			
	Kopfkapselbreite (mm)	Thoraxbreite (mm)	Femurlänge (mm)
Mittelwert	2,48	2,37	10,06
Median	2,34	2,39	10,20
Minimum	2,23	2,03	8,69
Maximum	2,93	2,75	11,34
SD	0,22	0,22	0,82
SF	0,06	0,06	0,21
normalverteilt?	ja	nein	ja
Freiburg			
	Kopfkapselbreite (mm)	Thoraxbreite (mm)	Femurlänge (mm)
Mittelwert	2,23	2,10	10,02
Median	2,24	2,06	10,16
Minimum	2,06	2,03	8,59
Maximum	2,42	2,28	11,20
SD	0,14	0,08	0,78
SF	0,04	0,02	0,20
normalverteilt?	nein	nein	ja
Hoppegarten			
	Kopfkapselbreite (mm)	Thoraxbreite (mm)	Femurlänge (mm)
Mittelwert	2,23	2,10	9,86
Median	2,24	2,06	10,05
Minimum	2,06	2,03	8,50
Maximum	2,42	2,28	11,09
SD	0,14	0,08	0,86
SF	0,04	0,02	0,22
normalverteilt?	nein	nein	ja
F1			
	Kopfkapselbreite (mm)	Thoraxbreite (mm)	Femurlänge (mm)
Mittelwert	2,46	2,33	10,04
Median	2,46	2,39	9,97
Minimum	2,16	1,97	8,60
Maximum	2,84	2,67	11,35
SD	0,22	0,22	0,85
SF	0,06	0,06	0,22
normalverteilt?	ja	ja	ja

Tabelle 22: Werte der Gesangsmerkmale der Männchen der Populationen Bielefeld, Freiburg und Hoppegarten.

Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Morphologieparameter Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung, N=31 Bielefelder, 17 Freiburger und 32 Hoppegärtner Männchen

Bielefeld				
	Onset (dB)	Offset (dB)	Periode (ms)	Silbendauer (ms)
Mittelwert	7,32	-22,31	92,54	72,31
Median	7,16	-22,70	89,90	70,34
Minimum	5,20	-35,33	66,66	49,57
Maximum	10,65	-8,99	121,18	97,38
SD	1,28	6,59	12,50	11,03
SF	0,23	1,18	2,25	1,98
normalverteilt?	ja	ja	ja	ja
	Pausendauer (ms)	Silbe/Pause	Versdauer (ms)	Dauer Rampe (ms)
Mittelwert	19,64	4,20	2667,00	1468,00
Median	20,14	4,21	2680,00	1455,00
Minimum	11,53	2,26	2040,00	1020,00
Maximum	26,26	9,07	3410,00	1920,00
SD	2,97	1,24	421,69	256,85
SF	0,53	0,22	133,35	81,22
normalverteilt?	ja	ja	ja	ja
Freiburg				
	Onset (dB)	Offset (dB)	Periode (ms)	Silbendauer (ms)
Mittelwert	7,67	-12,46	81,44	64,76
Median	7,32	-12,48	77,38	62,39
Minimum	5,80	-17,32	59,37	44,77
Maximum	11,39	-6,80	112,31	90,06
SD	1,70	3,15	15,67	14,43
SF	0,40	0,74	3,69	3,40
normalverteilt?	ja	ja	nein	ja
	Pausendauer (ms)	Silbe/Pause	Versdauer (ms)	Dauer Rampe (ms)
Mittelwert	16,28	4,96	1854,00	817,00
Median	15,58	4,78	1845,00	845,00
Minimum	9,63	2,00	1100,00	450,00
Maximum	25,60	8,56	2600,00	1050,00
SD	4,07	1,69	378,45	182,21
SF	0,96	0,40	119,68	57,62
normalverteilt?	ja	ja	ja	ja
Hoppegarten				
	Onset (dB)	Offset (dB)	Periode (ms)	Silbendauer (ms)
Mittelwert	5,89	-13,6	91,57	73,19
Median	5,83	-13,34	90,19	72,18
Minimum	3,47	-21,23	72,06	51,87
Maximum	8,59	-7,89	131,37	112,56
SD	1,08	3,17	14,51	14,85
SF	0,19	0,57	2,61	2,67
normalverteilt?	ja	ja	ja	nein
	Pausendauer (ms)	Silbe/Pause	Versdauer (ms)	Dauer Rampe (ms)
Mittelwert	18,16	4,49	2483,00	1122,00
Median	18,23	4,26	2260,00	1120,00
Minimum	11,52	2,39	1950,00	810,00
Maximum	24,00	6,77	3250,00	1450,00
SD	2,98	1,24	505,31	248,18
SF	0,54	0,22	159,79	78,48
normalverteilt?	ja	ja	ja	ja

Tabelle 23: Korrelation der Antwortfrequenzen der Weibchen-Populationen Bielefeld, Freiburg und Hoppegarten mit den Morphologieparametern aller Männchen.

Dargestellt sind die mit der mittleren Antwortfrequenzen korrelierten Parameter (Spearman-Korrelation), der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p; N=je 15 Weibchen pro Population, 10 Männchengesänge

Bielefeld			
Parameter	statistischer Test	r	p
Femurlänge (mm)	Pearson	0,605	0,064
Femurbreite (mm)	Pearson	0,238	0,508
Femurgewicht (mg)	Pearson	-0,239	0,506
Beingewicht (mg)	Pearson	-0,234	0,516
Thoraxbreite (mm)	Pearson	-0,216	0,548
Kopfkapselbreite (mm)	Pearson	-0,105	0,774

Freiburg			
Parameter	statistischer Test	r	p
Femurlänge (mm)	Pearson	0,033	0,927
Femurbreite (mm)	Pearson	-0,17	0,639
Femurgewicht (mg)	Pearson	0,517	0,126
Beingewicht (mg)	Pearson	0,378	0,281
Thoraxbreite (mm)	Pearson	-0,186	0,607
Kopfkapselbreite (mm)	Spearman	-0,179	0,607

Hoppegarten			
Parameter	statistischer Test	r	p
Femurlänge (mm)	Pearson	0,468	0,172
Femurbreite (mm)	Pearson	0,552	0,098
Femurgewicht (mg)	Spearman	0,129	0,733
Beingewicht (mg)	Pearson	0,422	0,225
Thoraxbreite (mm)	Spearman	0,334	0,349
Kopfkapselbreite (mm)	Pearson	0,105	0,773

Tabelle 24: Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse für die Gesangs- und Morphologiemerkmale der Weibchen aller vier Populationen.

Dargestellt sind die gewonnenen Faktoren, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=15 Weibchen pro Population

Eigenwert	3,2449	1,9298	1,3594	1,3208
Anteil	0,27	0,161	0,113	0,11
Kumulativ	0,27	0,431	0,545	0,655
Variable	Faktor1	Faktor2	Faktor3	Faktor4
Kopfkapselbreite	0,046	0,091	0,107	-0,627
Thoraxbreite	0,163	0,172	0,154	-0,532
Femurlänge	-0,089	-0,261	0,372	-0,326
Onset (db)	0,166	0,09	-0,468	0,047
Offset (dB)	0,301	-0,035	0,479	0,158
Periode (ms)	-0,279	-0,526	-0,032	0,056
Silbendauer (ms)	-0,362	-0,477	0,003	-0,072
Pausendauer (ms)	0,35	-0,453	0,16	0,03
Silbe/pause	-0,521	0,061	-0,075	-0,072
Onset-Anstiegsdauer (ms)	0,345	-0,176	-0,168	0,108
max. Störpausentiefe (V)	0,344	-0,343	-0,209	-0,108
Versdauer 8ms)	-0,071	0,152	0,523	0,391
Faktor	statistischer Test		p	
1	ANOVA		0,271	
2	ANOVA		0,605	
3	Kruskal-Wallis		0,614	
4	ANOVA		<0,0001 (B-F**,B-H**,G-F**,G-H***)	

Tabelle 25: Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse für die Gesangsmerkmale der Weibchen aller vier Populationen.

Dargestellt sind die gewonnenen Faktoren, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=15 Weibchen pro Population

Eigenwert	3,1641	1,8121	1,3106
Anteil	0,352	0,201	0,146
Kumulativ	0,352	0,553	0,699
Variable	Faktor1	Faktor2	Faktor3
Onset (db)	0,155	0,036	0,399
Offset (db)	0,307	0,019	-0,546
Periode (ms)	-0,259	-0,585	-0,115
Silbendauer (ms)	-0,347	-0,543	-0,098
Pausendauer (ms)	0,378	-0,416	-0,218
Silbe/Pause	-0,534	-0,004	0,07
Onset-Anstiegsdauer (ms)	0,363	-0,149	0,123
max. Störpausentiefe (V)	0,359	-0,357	0,193
Versdauer (ms)	-0,074	0,198	-0,644
Faktor	statistischer Test	p	
1	ANOVA	0,510	
2	Kruskal-Wallis	0,734	
3	Kruskal-Wallis	0,506	

Tabelle 26: Vergleich der Gesangs- und Morphologieparameter der Männchen verschiedener Populationen.

Dargestellt sind die verglichenen Parameter, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=31 Bielefelder, 54 Göttinger, 17 Freiburger und 32 Hoppegärtner Männchen

Parameter	statistischer Test	p
Onset (dB)	ANOVA	<0,0001 (B-G*,B-H***,G-F**,F-H***)
Offset (dB)	Kruskal-Wallis	<0,0001 (B-C***,B-F***,B-H***)
Periode (ms)	Kruskal-Wallis	0,022 (B-F*)
Silbendauer (ms)	ANOVA	0,139
Pausendauer (ms)	ANOVA	0,030 (B-F*)
Silbe/Pause	Kruskal-Wallis	0,377
Versdauer (ms)	ANOVA	0,0003 (B-F***,G-F**,H-F**)
Dauer Rampe (ms)	ANOVA	<0,0001 (B-F***,G-F***,B-H*)
Femurlänge (mm)	Kruskal-Wallis	<0,0001 (B-H***,G-H***,F-H***)
Femurbreite (mm)	Kruskal-Wallis	<0,0001 (B-H***,G-H***,F-H***)
Femurgewicht (mg)	Kruskal-Wallis	<0,0001 (B-C***,B-F***,B-H***,G-H***)
Beingewicht (mg)	Kruskal-Wallis	<0,0001 (B-C***,B-H***,G-F***,G-H***,F-H***)
Thoraxbreite (mm)	Kruskal-Wallis	<0,0001 (B-F*,G-F***,F-H***)
Kopfkapselbreite (mm)	Kruskal-Wallis	<0,0001 (B-C***,B-H***,G-F***,F-H***)
Zahnreihenlänge (mm)	Kruskal-Wallis	<0,0001 (B-F***,G-F*,F-H***)
Zahnanzahl	Kruskal-Wallis	0,008 (F-H**)
Zahndichte (Zähne/mm)	Kruskal-Wallis	0,0002 (B-F**,G-F**,F-H***)

Tabelle 27: Vergleich der Morphologieparametern der Weibchen aller vier Populationen.

Dargestellt sind die verglichenen Morphologieparameter der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N= je 15

Parameter	statistischer Test	p
Kopfkapselbreite (mm)	Kruskal-Wallis	0,019 (G-F*,G-H*)
Thoraxbreite (mm)	Kruskal-Wallis	<0,0001 (B-F***,B-H***,G-F*,G-H*)
Femurlänge (mm)	Kruskal-Wallis	0,720

Tabelle 28: Werte der Gesangsparameter der Weibchen der Populationen Bielefeld und Göttingen.

Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Morphologieparameter Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung, N= je 15

Bielefeld			
	Onset (dB)	Offset (dB)	Periode (ms)
Mittelwert	6,47	-9,32	85,81
Median	6,32	-9,61	86,99
Minimum	5,19	-11,63	72,39
Maximum	7,83	-6,77	97,72
SD	0,80	1,55	8,08
SF	0,21	0,40	2,09
normalverteilt?	ja	ja	ja
	Silbendauer (ms)	Pausendauer (ms)	Silbe/Pause
Mittelwert	74,69	16,93	4,51
Median	75,42	16,65	4,30
Minimum	56,71	12,95	3,36
Maximum	90,71	22,95	6,03
SD	10,27	2,80	0,93
SF	2,65	0,72	0,24
normalverteilt?	ja	ja	ja
	Onset-Anstiegsdauer (ms)	max. Störpausentiefe (V)	Versdauer (ms)
Mittelwert	7,93	0,73	1070,67
Median	8,00	0,82	1060,00
Minimum	6,00	0,42	980,00
Maximum	9,00	0,94	1160,00
SD	0,88	0,16	48,03
SF	0,23	0,04	12,40
normalverteilt?	nein	nein	ja
Göttingen			
	Onset (dB)	Offset (dB)	Periode (ms)
Mittelwert	6,15	-10,05	89,03
Median	6,16	-9,29	89,89
Minimum	5,19	-17,05	71,41
Maximum	6,83	-6,52	107,14
SD	0,44	3,12	12,01
SF	0,11	0,81	3,10
normalverteilt?	ja	ja	ja
	Silbendauer (ms)	Pausendauer (ms)	Silbe/Pause
Mittelwert	72,24	16,85	4,39
Median	73,01	16,95	4,22
Minimum	55,92	12,89	3,13
Maximum	90,35	22,86	6,00
SD	11,63	2,69	0,99
SF	3,00	0,69	0,26
normalverteilt?	ja	ja	ja
	Onset-Anstiegsdauer (ms)	max. Störpausentiefe (V)	Versdauer (ms)
Mittelwert	7,87	0,74	1061,87
Median	8,00	0,82	1060,00
Minimum	6,00	0,42	970,00
Maximum	9,00	0,94	1150,00
SD	1,06	0,17	56,26
SF	0,27	0,04	14,53
normalverteilt?	ja	nein	ja

Tabelle 29: Werte der Gesangsparameter der Weibchen der Populationen Freiburg und Hoppegarten.

Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Morphologieparameter Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung, N= je 15

Freiburg			
	Onset (dB)	Offset (dB)	Periode (ms)
Mittelwert	5,88	-9,55	92,64
Median	6,05	-9,61	91,10
Minimum	5,11	-11,68	78,43
Maximum	6,48	-6,80	108,00
SD	0,49	1,59	7,49
SF	0,13	0,41	1,93
normalverteilt?	ja	ja	ja
	Silbendauer (ms)	Pausendauer (ms)	Silbe/Pause
Mittelwert	76,96	16,76	4,73
Median	75,72	16,65	4,87
Minimum	60,71	12,69	3,37
Maximum	91,07	23,04	6,05
SD	7,80	3,03	0,95
SF	2,01	0,78	0,25
normalverteilt?	ja	ja	ja
	Onset-Anstiegsdauer (ms)	max. Störpausentiefe (V)	Versdauer (ms)
Mittelwert	7,73	0,68	1081,33
Median	8,00	0,68	1080,00
Minimum	6,00	0,41	980,00
Maximum	9,00	0,94	1160,00
SD	1,03	0,18	42,24
SF	0,27	0,05	10,91
normalverteilt?	ja	ja	ja
Hoppegarten			
	Onset (dB)	Offset (dB)	Periode (ms)
Mittelwert	6,42	-9,88	93,72
Median	6,32	-9,54	93,92
Minimum	5,13	-15,57	76,84
Maximum	8,19	-6,83	108,43
SD	0,77	2,39	9,75
SF	0,20	0,62	2,52
normalverteilt?	nein	ja	ja
	Silbendauer (ms)	Pausendauer (ms)	Silbe/Pause
Mittelwert	76,87	16,20	4,68
Median	77,02	15,64	4,87
Minimum	59,48	12,74	3,38
Maximum	91,43	23,03	6,07
SD	9,06	2,54	1,00
SF	2,34	0,66	0,26
normalverteilt?	ja	ja	ja
	Onset-Anstiegsdauer (ms)	max. Störpausentiefe (V)	Versdauer (ms)
Mittelwert	7,73	0,69	1084,67
Median	8,00	0,68	1090,00
Minimum	6,00	0,41	990,00
Maximum	9,00	0,94	1160,00
SD	1,03	0,19	49,98
SF	0,27	0,05	12,91
normalverteilt?	ja	ja	ja

Tabelle 30: Korrelation der Antwortfrequenzen der Weibchen-Populationen Bielefeld, Freiburg und Hoppegarten mit den Gesangsparametern aller Männchen. Dargestellt sind die mit der mittleren Antwortfrequenzen korrelierten Parameter (Spearman-Korrelation), der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p; N=je 15 Weibchen pro Population, 40 Männchengesänge

Bielefeld				
Parameter	statistischer Test	r	p	
Onset (dB)	Pearson	0,148	0,363	
Offset (dB)	Spearman	-0,601	<0,0001	
Periode (ms)	Pearson	0,546	<0,0003	
Silbendauer (ms)	Pearson	0,461	0,003	
Pausendauer (ms)	Pearson	0,446	0,004	
Silbe/Pause	Spearman	-0,12	0,462	
Versdauer (ms)	Pearson	0,365	0,021	
Dauer Rampe (ms)	Pearson	0,142	0,383	
Onset-Anstiegsdauer (ms)	Pearson	-0,484	0,002	
max. Störpausentiefe (V)	Pearson	0,237	0,141	
Freiburg				
Parameter	statistischer Test	r	p	
Onset (dB)	Spearman	-0,010	0,540	
Offset (dB)	Spearman	-0,359	0,023	
Periode (ms)	Spearman	0,525	0,0005	
Silbendauer (ms)	Spearman	0,538	0,0003	
Pausendauer (ms)	Spearman	0,262	0,103	
Silbe/Pause	Spearman	0,29	0,857	
Versdauer (ms)	Spearman	0,35	0,027	
Dauer Rampe (ms)	Spearman	0,489	0,113	
Onset-Anstiegsdauer (ms)	Spearman	0,085	0,604	
max. Störpausentiefe (V)	Spearman	-0,407	0,009	
Hoppegarten				
Parameter	statistischer Test	r	p	
Onset (dB)	Pearson	0,023	0,888	
Offset (dB)	Spearman	-0,314	0,048	
Periode (ms)	Pearson	0,519	0,006	
Silbendauer (ms)	Pearson	0,526	0,0005	
Pausendauer (ms)	Pearson	0,238	0,139	
Silbe/Pause	Spearman	0,090	0,582	
Versdauer (ms)	Spearman	0,457	0,003	
Dauer Rampe (ms)	Pearson	0,436	0,005	
Onset-Anstiegsdauer (ms)	Spearman	0,320	0,044	
max. Störpausentiefe (V)	Spearman	-0,490	0,001	

Abbildungsverzeichnis

2.1	Gesangsstruktur eines Männchen der Art <i>Chorthippus biguttulus</i> . Dargestellt sind die Umhüllende eines gesamten Verses, unterteilt in die Rampe (Teil A) mit aufsteigender Amplitude und dem stabilen Teil B (A), und die untersuchten Gesangsparameter Silbe, Pause, Amplitude des Onset, Anstiegsdauer sowie Offset (B) . . .	7
2.2	Schematische Darstellung des Versuchsaufbau zur Aufnahme der Männchengesänge von <i>Chorthippus biguttulus</i>	11
2.3	Die Gesangsparameter der Freiland-Männchen der Art <i>Chorthippus biguttulus</i> aus Göttingen. Dargestellt sind Häufigkeitsverteilungen für die Parameter Onset (A), Offset (B), Periode (C), Silbendauer (D), Pausendauer (E) und Silben-Pausen-Verhältnis (F) der Freiland-Männchen (aufgenommen bei 30°C), N=54	13
2.4	Der Vergleich einiger Gesangsparametern der Freiland- und der F1- Männchen. Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Onset (A) und Offset (B) (aufgenommen bei 30°C), N=54 Freiland-, 65 F1-Männchen	15
2.5	Die intraindividuelle Varianz der Gesangsparameter der Männchen. Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Varianzen der Parameter Onset, Offset, Periode, Silbendauer, Pausendauer und Silben-Pausen-Verhältnis (aufgenommen bei 30°C), N=119 (Freiland- + F1-Männchen)	16
2.6	Vergleich einiger Gesangsparameter der Freiland-Männchen im 4-Wochen-Verlauf. Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Offset (A) und Verslänge (B) (aufgenommen bei 30°C); N=12	17
2.7	Temperaturabhängigkeit der Gesangsparameter Silbendauer und Pausendauer bei Freiland-Männchen. Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Silbendauer (A) und Pausendauer (B) bei 30°C, 33°C und 36°C; N=17	19
2.8	Die Gesänge Gomphoceriner Heuschrecken. Dargestellt sind die Umhüllenden der Gesänge je eines Männchens der Art <i>Chorthippus dorsatus</i> (A), <i>Ch. biguttulus</i> (B) und <i>Ch. mollis</i> (C), aufgetragen wurde jeweils die Amplitude gegen 20 Sekunden des Gesangs	25
3.1	Die schematische Darstellung der Gesänge der Art <i>Chorthippus biguttulus</i> . Dargestellt sind die Umhüllende dreier Silben eines intakten (A) und eines einbeinigen Männchen (B), nach Ronacher und Krahe (1998)	27

3.2	Der schematischer Aufbau eines Insektenbeins mit Notationen sowie die Zähne auf der Stridulationsleiste. Dargestellt sind ein gesamtes Bein (A) und die Zähne auf der Stridulationsleiste von <i>Chorthippus biguttulus</i> in Aufsicht (B) und Seitenansicht (C), nach v. Helversen und v. Helversen (1997)	28
3.3	Der Aufbau der Kamera und der Versuchsaapparatur. Dargestellt sind die verwendeten Kamera (A) (nach v. Helversen und Elsner, 1977), und der schematische Versuchsaufbau (B)	30
3.4	Ein Männchengesang mit Beinbewegungen und Ton. Dargestellt sind die Amplitude beider Hinterbeinbewegungen, darüber das Oszillogramm des Gesangs	31
3.5	Die Werte einiger Morphologieparameter der Freiland-Männchen. Dargestellt sind die Häufigkeitsverteilungen der Parameter Femurlänge (A), Femurgewicht (B), Beingewicht (C), Kopfkapselbreite (D), Zahnanzahl (E), sowie Zahndichte (F); N=54	32
3.6	Der Vergleich verschiedener Morphologieparameter der Freiland- und F1-Männchen. Dargestellt sind Häufigkeitsverteilungen (A, C, E) und Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer (B, D, F) der Parameter Femurbreite (A+B), Thoraxbreite (C+D) sowie Zahnreihenlänge (E+F); N=54 Freiland- (dunkelgrau) und 65 F1-Männchen (grau)	33
3.7	Die Korrelation der Entwicklungszeit mit den Gesangsparametern der F1-Männchen. Dargestellt ist die Entwicklungszeit in Tagen gegen die produzierte Silbendauer in den Gesängen (Pearson: $r=0,553$, $p=0,011$; A) und der intraindividuellen Onsetvarianz (Pearson: $r=0,52$, $p=0,019$; B) der produzierten Gesänge (aufgenommen bei 30°C) der adulten Männchen mit jeweiliger Regressionsgerade; N=20	35
3.8	Die Abhängigkeit einiger Gesangsparameter der Freiland- und der F1-Männchen von ausgewählten Morphologiemerkalen. Dargestellt sind Korrelationen (45°: positiv, -45°: negativ, 0°: n.s.) zwischen dem Gesangsmerkmal Onset und der Femurlänge (A), der Femurbreite (B), dem Femurgewicht (C), der Zahnreihenlänge (D), zwischen der Pausendauer und der Femurbreite (E) sowie der Versdauer und der Femurbreite (F) für die Göttinger Freiland- (dunkelgrau, N=54) und den F1-Männchen (hellgrau, N=65)	36
3.9	Die Korrelation der Phasenverschiebung mit der maximalen Störpau-sentiefe und der Thoraxbreite der F1-Männchen. Dargestellt ist die maximale Störpau-sentiefe der Silben (aufgenommen bei 30°C) aufgetragen gegen die Phasenverschiebung (Pearson: $r=-0,464$, $p=0,034$; A), sowie die Thoraxbreite der Männchen aufgetragen gegen die Phasenverschiebung der Hinterbeine (Pearson: $r=0,475$, $p=0,03$; B), mit jeweiliger Regressionsgeraden; N=21	37
3.10	Der Lebenszyklus einer mitteleuropäischen Feldheuschrecke (nach Kiel, 2001)	40
4.1	Die Umkrustung eines Nylonfadens nach einer Woche im Körper eines <i>Ch. biguttulus</i> -Männchens. Dargestellt ist der umkrustete Nylonfaden, in grau angedeutet: Fläche des reinen Nylonfadens	45

4.2	Die PCR-Produkte in Agarosegel nach Gelelektrophorese zwecks Prüfen auf eine Infektion mit <i>Wolbachia</i> . Aufgetragen sind der DNA-Marker (1), 10 Proben, die aus <i>Chorthippus biguttulus</i> -Weibchen gewonnen wurden, wobei eine ein positives Signal zeigte (2) und die Signale der Positivkontrolle (3)	48
4.3	Die Korrelation der Entwicklungszeit mit der Immunkompetenz der F1-Männchen. Aufgetragen wurde die Dauer des Nymphenstadiums von Schlupf bis Adulthäutung in Tagen gegen den Umkrustungsgrad (Pearson: $r=0,282$, $p=0,229$), $N=20$	49
4.4	Der Zusammenhang zwischen der Immunkompetenz und dem Gesang sowie der Morphologie der Freiland-Männchen. Dargestellt ist der Onset (aufgenommen bei 30°C) (A, Pearson: $r=0,574$, $p=0,026$) und die Femurlänge aufgetragen gegen den Umkrustungsgrad eines Nylonfadens (B, Pearson: $r=0,756$, $p=0,001$) sowie die jeweilige Regressionsgerade; $N=15$	50
5.1	Die schematische Darstellung des Versuchaufbaus zur Quantifizierung der Weibchenpräferenz von <i>Chorthippus biguttulus</i>	58
5.2	Die schematische Darstellung der Gesänge von Männchen und Weibchen der Art <i>Chorthippus biguttulus</i> . Dargestellt sind die Umhüllende dreier Silben eines Weibchens (A) und eines Männchens (B), nach Ronacher und Krahe (1998)	59
5.3	Die Gesangsmerkmale der Männchen und Weibchen der Art <i>Ch. biguttulus</i> im Vergleich. Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Offset (A), maximale Störpausentiefe (B), Onset-Anstiegsdauer und Versdauer (D) der Männchen und Weibchen (aufgenommen bei 30°C) im Vergleich; $N=54$ Männchen, 15 Weibchen pro Gruppe	61
5.4	Die Morphologieparameter der Freiland-Weibchen aus Göttingen. Dargestellt sind die Häufigkeitsverteilungen für die Parameter Kopfkapselbreite (A), Thoraxbreite (B) und Femurlänge (C), $N=15$	62
5.5	Die Antwortfrequenz der Weibchen auf Männchengesangsmerkmale. Dargestellt sind die Antwortfrequenz der Weibchen aufgetragen gegen die Gesangsparameter der Männchen aus verschiedenen Populationen Offset (Spearman: $r=-0,312$, $p=0,05$; A), Silbendauer (Pearson: $r=0,343$, $p=0,03$; B), Versdauer (Spearman: $r=0,341$, $p=0,032$; C), Onset-Anstiegsdauer (Spearman: $r=0,327$, $p=0,04$; D) und maximale Störpausentiefe (Spearman: $r=-0,365$, $p=0,023$, E); $N=15$ Weibchen, 40 Männchengesänge, sowie gegen den Gesangsparameter Onset populationseigener Männchengesänge (Pearson: $r=0,721$, $p=0,019$; F) (aufgenommen bei 30°C); $N=15$ Weibchen, 10 Männchengesänge, mit jeweiliger Regressionsgerade	64
5.6	Die Antwortfrequenz der Weibchen auf einen Kombinationswert. Dargestellt sind die Antwortfrequenz der Weibchen aufgetragen einen nach einer Hauptkomponentenanalyse aus 40 populationsgemischten Gesängen ermittelten Kombinationswert (Pearson: $r=-0,448$, $p=0,004$) mit Regressionsgerade; $N=15$ Weibchen	65

5.7	Die Abhängigkeit der Varianz der Weibchenantwortfrequenz von der Antwortfrequenz. Dargestellt sind die Antwortfrequenz der Weibchen aufgetragen gegen die interindividuelle Varianz mit Regressionsgerade, Pearson: $r=-0,967$, $p<0,0001$; N=15 Weibchen, 40 Männchengesänge	66
5.8	Die Ergebnisse des Tests auf assortative Verpaarung nach Kopfkapselbreite. Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter mittlere Männchenränge, die von den Gruppen kleiner, mittlerer und großer Weibchen am besten beantwortet werden, je kleiner der Rang der Männchen, desto kleiner das Männchen; ANOVA: $p=0,518$; N=10 Männchen, 5 Weibchen pro Gruppe	67
5.9	Die Varianzen der Weibchenpräferenzen von <i>Chorthippus biguttulus</i> durch unterschiedliche Bewertungen der Gesänge. Dargestellt ist die Antwortfrequenz gegen die Gesänge, A: tendenzielle Übereinstimmung der Bewertung der Gesänge; B: generelle Unterschiede in der Bewertung	71
5.10	Die Reproduktionsphasen der Weibchen von <i>Chorthippus biguttulus</i> (verändert nach Wirmer et al. 2010)	72
6.1	Die Standorte der getesteten Populationen der Art <i>Chorthippus biguttulus</i> . Dargestellt sind die Fangorte, blau: Berlin/ Hoppegarten (H), gelb: Freiburg (F), grün: Bielefeld (B) und grau: Göttingen (G)	76
6.2	Die Gesangsmerkmale der Männchen verschiedener Populationen. Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Onset (A), Offset (B), Periode (C), Pausendauer (D), Versdauer (E) und maximale Störpausentiefe (aufgenommen bei 30°C); N=31 Bielefelder (grün), 58 Göttinger (grau), 17 Freiburger (gelb) und 32 Hoppegärtner (blau) Männchen	78
6.3	Die Morphologiemerkmale der Männchen verschiedener Populationen. Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Femurlänge (A), Femurbreite (B), Femurgewicht (C), Thoraxbreite (D), Kopfkapselbreite (E) und Zahndichte (F); N=31 Bielefelder (grün), 58 Göttinger (grau), 17 Freiburger (gelb) und 32 Hoppegärtner (blau) Männchen	81
6.4	Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Merkmale der Männchen. Dargestellt sind die Werte des Faktors 1 gegen den Faktor 2 einer Hauptkomponentenanalyse der Merkmale der Männchen; N=31 Bielefelder (grün), 58 Göttinger (grau), 17 Freiburger (gelb) und 32 Hoppegärtner (blau) Männchen für die Faktoren der Gesangsmerkmale (A) und der Morphologiemerkmale (B)	83
6.5	Einige Gesangsmerkmale der Männchen aller Populationen korreliert mit ausgewählten Morphologiemerkmalen. Dargestellt sind Korrelationen (45°: positiv, -45°: negativ, 0°: n.s.) zwischen den Onsetwerten und der Femurlänge (A), des Femurgewichts (B), der Zahnreihenlänge (C), der Thoraxbreite (D) und der Zahndichte (E) sowie zwischen der Versdauer und der Femurbreite (F) und der Rampendauer und des Femurgewichts (G) (aufgenommen bei 30°C), jeweils für die Bielefelder (grün), Göttinger (grau), Freiburger (gelb) und Hoppegärtner (blau) Männchen	84

6.6	Der Vergleich einiger Morphologieparameter der Weibchen aller getesteten Populationen. Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter Kopfkapselbreite (A) und Thoraxbreite (B) aller Weibchen der verschiedenen Populationen; N= je 15 Bielefelder (grün), Göttinger (grau), Freiburger (gelb) und Hoppegärtner (blau) Weibchen	87
6.7	Die Antwortfrequenz verschiedener Weibchenpopulationen auf ausgewählte Gesangsmerkmale der Männchen aller Populationen. Dargestellt sind Korrelationen (45°: positiv, -45°: negativ, 0°: n.s.) zwischen der mittleren Antwortfrequenz der Weibchenpopulationen Bielefeld (grün), Göttingen (grau), Freiburg (gelb) und Hoppegarten (blau) und den Parametern Offset (A), Periode (B), Silbendauer (C), Versdauer (D) maximale Störpausentiefe (E) sowie intraindividuelle Varianz des Offsets (F) (aufgenommen und getestet bei 30°C); N je 15 Weibchen, 40 Männchengesänge	88
6.8	Die Antwortfrequenz der Göttinger und der Bielefelder Weibchen auf die Gesänge aller Populationen. Dargestellt sind die Boxplots mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer der Parameter mittlere Antwortfrequenz der Weibchen aus Göttingen (A) und aus Bielefeld (B) mit Mittelwert, Median, Quartile, Standardabweichung und Ausreißer; N=15 Weibchen auf 10 Männchengesänge pro Population	91
6.9	Die Gesänge der Männchen verschiedener Populationen. Dargestellt sind schematisch 200 ms der Umhüllenden der Gesänge, welche die Mittelwerte der Gesangsparameter der Männchens aus Bielefeld (grün), Göttingen (grau), Freiburg (gelb) und Hoppegarten (blau) repräsentieren, aufgetragen sind die Amplitude gegen die Zeit, die Amplitude der Silbe wurde jeweils auf den Wert 1 skaliert, jeder Gesang beginnt beim Maximum des Onsets	95
7.1	Die Abhängigkeit der Männchengesänge von internen und externen Faktoren.	98
7.2	Die Abhängigkeit der Männchen- und Weibchengesänge von inneren und äußeren Faktoren.	100

Tabellenverzeichnis

2.1	Die Signifikanzklassen. Dargestellt werden die Fälle für den Wert des Signifikanzwertes p, die Interpretation und die Notation nach Stahel (2008)	10
2.2	Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Gesangsparameter der Freiland-Männchen N=54	14
2.3	Vergleich der interindividuellen Varianz der Freiland- und der F1-Männchen. Dargestellt sind die verglichenen Parameter und der Mittelwert der Freiland- (N=54) und der F1-Männchen (N=64)	16
2.4	Vergleich der Gesangsparameter der Freiland- und der F1-Männchen bei verschiedenen Temperaturen. Dargestellt sind die verglichenen Parameter, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p, 30°C: N=54 Freiland-, 65 F1-Männchen, 33°C und 36°C: N=17 Freiland-, 18 F1-Männchen	18
3.1	Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Morphologieparameter der Freiland-Männchen. N=54	34
3.2	Die Umweltbedingungen, die Einfluss auf die Morphologie haben können Dargestellt sind die potentiell beeinflussenden Faktoren sowie die zugehörigen Literaturhinweise	38
4.1	Die Rezeptur für eine PCR-Reaktion für den Nachweis von <i>Wolbachia</i> . Dargestellt sind die Mengen und die Inhalte	46
4.2	Die Polymerase-Ketten-Reaktion zur Identifikation einer Infektion mit <i>Wolbachia sp.</i> und die verwendete Primer. Dargestellt sind die Schritte, die Temperaturen und die Phasen für die Verwendung der Primer sowie die Primerbezeichnung, die Sequenzen und die Schmelztemperatur (Tm) mit der Referenz	47
4.3	Korrelation der Gesangsdaten und der Morphologieparameter mit der Immunkompetenz der Freiland- und der F1-Männchen. Dargestellt sind die mit der Umkrustungsrate korrelierten Parameter, der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p, N=15	51
5.1	Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Gesangsparameter der Freiland-Weibchen N=15	60

5.2	Die Korrelation der Gesangsdaten mit der mittleren Antwortfrequenz der Freiland-Weibchen. Dargestellt sind die mit der mittleren Antwortfrequenz korrelierten Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p ; $N=15$ Weibchen, 40 Männchen-Gesänge	63
6.1	Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Gesangsmerkmale der Männchen aller vier Populationen. Dargestellt sind die untersuchten Faktoren, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p ; $N=31$ Bielefelder (grün), 58 Göttinger (grau), 17 Freiburger (gelb) und 32 Hoppegärtner (blau) Männchen	80
6.2	Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Morphologiemerkmale der Männchen aller vier Populationen. Dargestellt sind die gewonnenen Faktoren, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p ; $N=31$ Bielefelder (grün), 54 Göttinger (grau), 17 Freiburger (gelb) und 32 Hoppegärtner (blau) Männchen	82
6.3	Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse der Gesangs- und die Morphologiemerkmale der Männchen aller vier Populationen. Dargestellt sind die gewonnenen Faktoren, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p ; $N=31$ Bielefelder (grün), 54 Göttinger (grau), 17 Freiburger (gelb) und 32 Hoppegärtner (blau) Männchen	83
6.4	Der Vergleich der Gesangsparameter der Weibchen der vier verschiedenen Populationen. Dargestellt sind die verglichenen Gesangsparameter der Populationen, der statistische Test und der Signifikanzwert p ; $N=15$ Weibchen pro Population	86
6.5	Die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse für die Morphologiemerkmale der Weibchen aller vier Populationen. Dargestellt sind die gewonnenen Faktoren, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p ; $N=15$ Weibchen pro Population	87
6.6	Eigenschaften der Standorte aller vier Populationen. Dargestellt wurden die Parameter der vier Populations-Standorte Bielefeld (B), Göttingen (G), Freiburg (F) und Berlin/Hoppegarten (H), geschätzte Ränge betreffen ausschließlich die vier Populationen, der kleinste Rang bedeutet die kleinste Größe, die Wetterdaten sind der Internet-Seite des Deutschen Wetterdienstes entnommen	93
1	Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse für die Gesangsparameter und deren Varianzen der Freiland-Männchen. $N=54$ Männchen	129
2	Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse für die Gesangsparameter und deren Varianzen der F1-Männchen. $N=65$	130
3	Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse für die Gesangsparameter und deren Varianzen der F1-Männchen. $N=35$	130
4	Vergleich der Gesangsparameter der F1-Männchen bei verschiedenen Temperaturen. Dargestellt sind die verglichenen Parameter, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p ; $N=18$	131

5	Vergleich der Gesangsparameter in verschiedenen Altern der Freiland- und der F1-Männchen. Dargestellt sind die verglichenen Parameter, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=12 Freiland- und 15 F1-Männchen	131
6	Werte der Gesangsparameter und deren Varianzen der Freiland-Männchen. Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung für die Freiland-Männchen, N=54 . . .	132
7	Werte der Gesangsparameter und deren Varianzen der F1-Männchen. Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung für die F1-Männchen, N=65	133
8	Altersabhängigkeit der Gesangsparameter der Freiland-Männchen. Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung für die vier getesteten Alter, N=12 . . .	134
9	Altersabhängigkeit der Gesangsparameter der F1-Männchen. Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung für die vier getesteten Alter, N=15 . . .	135
10	Temperaturabhängigkeit der Gesangsparameter der F1-Männchen. Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung für die drei getesteten Temperaturen, N=18	136
11	Temperaturabhängigkeit der Gesangsparameter der Freiland-Männchen. Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Gesangsparameter und deren intraindividuellen Varianzen (CV), Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung für die drei getesteten Temperaturen, N=17	137
12	Vergleich der Morphologieparametern der F1- und der Freiland-Männchen. Dargestellt sind die verglichenen Parameter, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=54 Freiland und 65 F1-Männchen	138
13	Korrelation der Entwicklungszeit mit den Gesangs- und Morphologieparametern sowie der Umkrustungsrate der F1-Männchen. Dargestellt sind die mit der Nymphenzeitdauer korrelierten Parameter, der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p; N=20	138
14	Werte der Morphologieparameter der Freiland- und der F1-Männchen. Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Morphologieparameter Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung, N=54 Freiland-, 65 F1-Männchen	139
15	Korrelation der Phasenverschiebung der Hinterbeine mit den Gesangs- und Morphologieparametern der F1-Männchen. Dargestellt sind die mit der Phasenverschiebung der Hinterbeine korrelierten Parameter, der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p; N=21	140

16	Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse der Gesangs-, Morphologie und Umkrustungsdaten der Freiland-Männchen. N=15	141
17	Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse der Gesangs-, Morphologie und Umkrustungsdaten der F1-Männchen. N=15	142
18	Korrelation der Gesangs- und der Morphologieparameter der Freiland-Weibchen. Dargestellt sind mit den jeweiligen Morphologieparametern korrelierten Gesangsparameter, der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p; N=15 Weibchen	143
19	Korrelation der Antwortfrequenz der Göttinger Weibchen mit den Gesangs- und den Morphologieparametern der populationseigenen Männchen. Dargestellt sind die mit der mittleren Antwortfrequenz korrelierten Gesangs- und Morphologiewerte, der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p; N=15 Weibchen, 10 Männchen-Gesänge	144
20	Korrelation der Antwortfrequenz der Weibchen jeder Population mit den Gesangs- und den Morphologieparametern der populationseigenen Männchen. Dargestellt sind die mit der mittleren Antwortfrequenz korrelierten Gesangsparameter, der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p; N=15 Weibchen, 10 Männchen-Gesänge	145
21	Werte der Morphologieparameter der Weibchen aller Populationen und der F1-Weibchen aus Göttingen. Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Morphologieparameter Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung, N=je 15	146
22	Werte der Gesangsmerkmale der Männchen der Populationen Bielefeld, Freiburg und Hoppegarten. Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Morphologieparameter Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung, N=31 Bielefelder, 17 Freiburger und 32 Hoppegärtner Männchen	147
23	Korrelation der Antwortfrequenzen der Weibchen-Populationen Bielefeld, Freiburg und Hoppegarten mit den Morphologieparametern aller Männchen. Dargestellt sind die mit der mittleren Antwortfrequenzen korrelierten Parameter (Spearman-Korrelation), der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p; N=je 15 Weibchen pro Population, 10 Männchengesänge	148
24	Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse für die Gesangs- und Morphologiemerkmale der Weibchen aller vier Populationen. Dargestellt sind die gewonnenen Faktoren, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=15 Weibchen pro Population	148
25	Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse für die Gesangsmerkmale der Weibchen aller vier Populationen. Dargestellt sind die gewonnenen Faktoren, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=15 Weibchen pro Population	149

26	Vergleich der Gesangs- und Morphologieparameter der Männchen verschiedener Populationen. Dargestellt sind die verglichenen Parameter, der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N=31 Bielefelder, 54 Göttinger, 17 Freiburger und 32 Hoppegärtner Männchen	149
27	Vergleich der Morphologieparametern der Weibchen aller vier Populationen. Dargestellt sind die verglichenen Morphologieparameter der verwendete statistische Test und der Signifikanzwert p; N= je 15	149
28	Werte der Gesangsparameter der Weibchen der Populationen Bielefeld und Göttingen. Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Morphologieparameter Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung, N= je 15	150
29	Werte der Gesangsparameter der Weibchen der Populationen Freiburg und Hoppegarten. Dargestellt sind die deskriptiven Werte der Morphologieparameter Mittelwert, Median, Minimum, Maximum, Standardabweichung (SD), Standardfehler (SF) und Normalverteilung, N= je 15	151
30	Korrelation der Antwortfrequenzen der Weibchen-Populationen Bielefeld, Freiburg und Hoppegarten mit den Gesangsparametern aller Männchen. Dargestellt sind die mit der mittleren Antwortfrequenzen korrelierten Parameter (Spearman-Korrelation), der verwendete statistische Test, der Korrelationskoeffizient r und der Signifikanzwert p; N=je 15 Weibchen pro Population, 40 Männchengesänge	152

Selbständigkeitserklärung

Ich erkläre, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig und nur unter Verwendung der angegebenen Literatur und Hilfsmittel angefertigt habe.

Berlin, den 28.01.2008
Nicole Stange

Danksagung

Bernhard Ronacher danke ich für die Aufnahme in seine Arbeitsgruppe, für die investierte Zeit, die Diskussionen und Hilfen. Ich danke ihm für das Vertrauen in mich und das Selbstverständnis, mit dem er mir alle Freiheiten ließ.

Matthias Hennig danke ich für alle konstruktiven Anregungen und für die Programme, die ich nutzen durfte.

Martin Zimmer hat mich sehr bei der Bakterienjagd und der Interpretation der Banden unterstützt, mich herzlich in seinem Labor und seinem Büro aufgenommen und mir Glück und Kaffee gebracht!

Frieder Mayer hat mir den Positionsdetektor, der mich zwar einige Nerven gekostet, aber auch in der Forschung weiter gebracht hat, zur Verfügung gestellt.

Die gesamte ehemalige und aktuelle Arbeitsgruppe Verhaltensphysiologie hat mich in jeder erdenklichen Weise unterstützt, das weiß ich sehr zu schätzen. Danke für das großartige Arbeitsklima, für die Hilfsbereitschaft jederzeit, für die Kaffeepausen, die gemeinsamen Abende, die bewältigten Labview-Krisen, die Kickerspiele, die Matlab-Siege...

Für alle Ratschläge, Programmiertipps und jegliche andere Unterstützung möchte ich mich besonders bei Jan und Jannis erkenntlich zeigen. Das ist mit Kuchen nicht aufzuwiegen. Für den Frühstücks-Kaffee und das Näherbringen von Matlab, soweit bei mir möglich, schulde ich Flo etwas. Stefanie danke ich für die Versuchstiere und für die Einführung in die Setups. Ohne Monikas SPSS und Geduld wäre ich mit meinem PCAs von der Dachterrasse gesprungen. Für die Unterstützung in allen Wolbachia-Fragen möchte ich Arnulf danken.

Bei Olaf möchte ich mich für die wundervolle Freundschaft bedanken, die uns verbindet und die uns die Möglichkeit bietet, auch tief in der Nacht mit einem Bier in der Hand über Heuschrecken und alles andere in der Welt zu diskutieren.

Meiner Familie und meinen wundervollen Freunden danke ich für Verständnis, Rückhalt und für das verlässliche Da sein in guten und schlechten Zeiten.

Ich danke Thomas für seine Geduld, seine sprachlichen Fähigkeiten, seinen Glauben in mich und seine Liebe. Du hast mir immer den Rücken gestärkt.

Danke.